

SÉRIE A. N° 1034
N° D'ORDRE :
1871

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Ph. JOYET-LAVERGNE

Agrégé de l'Université,
Professeur au Lycée Condorcet.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE CYTOPLASME DES SPOROZOAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *M* Octobre 1925 devant la Commission d'examen

MM. DUBOSCQ..... *Président.*

JOLEAUD..... }
GUILLIERMOND.. } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS.

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1925

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire P. APPELL.

 { P. PUISEUX.

Professeurs honoraires. V. BOUSSINESQ.

 { A. JOANNIS.

E. PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.

G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.

E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.

P. JANET Electrotechnique générale.

F. WALLERANT Minéralogie.

H. ANDOYER Astronomie.

P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et Mécanique céleste.

E. HAUG Géologie.

H. LE CHATELIER Chimie générale.

Gabriel BERTRAND Chimie biologique.

M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.

M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).

C. CHABRIÉ Chimie appliquée.

G. URBAIN Chimie minérale.

Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique math.

L. MARCHIS Aviation.

Jean PERRIN Chimie physique.

H. ABRAHAM Physique.

R. CARTAN Géométrie supérieure.

L. LAPICQUE Physiologie.

E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.

A. COTTON Physique générale.

J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.

Charles FABRY Physique.

Charles PÉREZ Zoologie.

Professeurs. A. LEDUC Physique théorique et physique céleste.

Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.

R. LESPIEAU Théories chimiques.

E. RABAUD Biologie expérimentale.

P. PORTIER Physiologie comparée.

É. BLAISE Chimie organique.

P. A. DANGEARD Botanique.

C. MAURAIN Physique du globe.

P. MONTEL Mécanique rationnelle.

P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.

O. DUBOSCQ Biologie maritime.

M. TIFFENEAU Chimie (Enseignement P. C. N.).

G. JULIA Mathématiques générales.

N. Géographie physique.

E. HÉROUARD Zoologie.

Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).

G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.

E. PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.).

V. AUGER Chimie analytique.

M. GUICHARD Chimie minérale.

A. GUILLET Physique.

C. MAUGUIN Minéralogie.

L. BLARINGHEM Botanique.

A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

SÉRIE A. N° 4034

N° D'ORDRE :

4874

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Ph. JOYET-LAVERGNE

Agrégé de l'Université.
Professeur au Lycée Condorcet.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE CYTOPLASME DES SPOROZOAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **Octobre 1925** devant la Commission d'examen

MM. DUBOSCO..... *Président.*

JOLEAUD..... } *Examineurs.*

GUILLIERMOND.. }

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1925

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. MOLLIARD, *Professeur.* Physiologie végétale.

Doyen honoraire. P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
V. BOUSSINESQ.
A. JOANNIS.



E. PICARD. Analyse supérieure et algèbre supérieure.

G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.

E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.

P. JANET Électrotechnique générale.

F. WALLERANT Minéralogie.

H. ANDOYER Astronomie.

P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et Mécanique céleste.

E. HAUG Géologie.

H. LE CHATELIER. Chimie générale.

Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.

M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.

M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).

C. CHABRIÉ Chimie appliquée.

G. URBAIN. Chimie minérale.

Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique math.

L. MARCHIS Aviation.

Jean PERRIN Chimie physique.

H. ABRAHAM Physique.

E. CARTAN Géométrie supérieure.

L. LAPICQUE Physiologie.

E. VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.

A. COTTON Physique générale.

J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.

Charles FABRY Physique.

Charles PÉREZ Zoologie.

Professeurs. A. LEDUC. Physique théorique et physique céleste.

Léon BERTRAND. Géologie appliquée et géologie régionale.

R. LESPIEAU Théories chimiques.

E. RABAUD Biologie expérimentale.

P. PORTIER Physiologie comparée.

É. BLAISE. Chimie organique.

P.-A. DANGEARD. Botanique.

C. MAURAIN. Physique du globe.

P. MONTEL Mécanique rationnelle.

P. WINTREBERT. Anatomie et histologie comparées.

O. DUBOSCQ. Biologie maritime.

M. TIFFENEAU. Chimie (Enseignement P. C. N.).

G. JULIA Mathématiques générales.

N. Géographie physique.

E. HÉROUARD Zoologie.

Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).

G. SAGNAC Physique théorique et physique céleste.

E. PÉCHARD. Chimie (Enseignement P. C. N.).

V. AUGER. Chimie analytique.

M. GUICHARD Chimie minérale.

A. GUILLET Physique.

C. MAUGUIN. Minéralogie.

L. BLARINGHEM. Botanique.

A. MICHEL-LÉVY. Pétrographie.

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

RECHERCHES

SUR

LE CYTOPLASME DES SPOROZOAIRES

Par Ph. JOYET-LAVERGNE

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au lycée Condorcet

PLANCHE I.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.

PREMIÈRE PARTIE

Historique et méthodes.

CHAPITRE	I. — Objet des recherches et choix du matériel	3
—	II. — Historique	5
—	III. — Les méthodes et leur critique.	11

DEUXIÈME PARTIE

Les éléments du cytoplasme d'un Sporozoaire

CHAPITRE	IV. — Le chondriome	15
—	V. — L'appareil de Golgi	25
—	VI. — Le paraglycogène	43
—	VII. — Les lipoides et les graisses.	53
—	VIII. — Les réserves albuminoïdes.	65
—	IX. — Interprétation des formations décrites par les auteurs; le hyaloplasme	71
—	X. — La constitution du cytoplasme d'un Sporozoaire.	77

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE	XI. — Essai sur les rapports et le rôle des divers éléments de la cel- lule du Sporozoaire	78
----------	---	----

QUATRIÈME PARTIE

Les caractères cytoplasmiques de la sexualité chez les Sporozoaires.

CHAPITRE	XII. — Les caractères cytoplasmiques de la sexualité dans les Gréga- rines.	90
----------	--	----

— XIII. — Les caractères cytoplasmiques de la sexualité dans les Coccidies.	109
— XIV. — Etude critique des caractères de sexualisation du cytoplasme.	111

CINQUIÈME PARTIE

CHAPITRE XV. — Conclusions générales	117
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	120
EXPLICATION DE LA PLANCHE	128

AVANT-PROPOS

J'ai entrepris ces recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires sur les conseils et sous la direction de mon maître M. le Pr **Duboscq**, qui m'a initié à la connaissance des Sporozoaires.

M. le Pr **Bataillon**, ayant remplacé M. le Pr **Duboscq** à la Faculté des sciences de Montpellier, a bien voulu m'accorder, au laboratoire de Zoologie, la même généreuse hospitalité et me donner d'excellentes directives.

Je tiens à adresser, ici, à mes maîtres, l'expression de ma très vive gratitude pour la grande bienveillance qu'ils m'ont témoignée et pour les conseils précieux qu'ils m'ont donnés.

Je remercie également M. le Pr **Henneguy** qui a bien voulu présenter mes notes à l'Académie des Sciences et publier ce mémoire dans les Archives d'anatomie microscopique.

M. **Derrien**, professeur à la Faculté de Médecine, M. **Hollande**, professeur à la Faculté de Pharmacie, mes collègues du lycée de Montpellier, MM. **Servan** et **Bayle** ont par leur grande amabilité facilité mon travail, je leur adresse mes sincères remerciements.

Il m'a été commode de me procurer le matériel de recherches par de fréquents séjours au « laboratoire Arago » à Banyuls et à la « station zoologique » de Cette.

PREMIÈRE PARTIE

HISTORIQUE ET MÉTHODES

CHAPITRE I

OBJET DES RECHERCHES ET CHOIX DU MATÉRIEL

De la lecture des nombreux travaux publiés sur le groupe des Sporozoaires se dégage l'impression très nette que, si l'évolution nucléaire a été minutieusement suivie, l'étude du cytoplasme n'a pas, en général, retenu longuement l'attention des auteurs.

Les quelques pages, chichement mesurées, que lui consacrent de volumineux mémoires donnent l'impression que cette partie de la cellule constitue un élément négligeable dans l'architecture et l'évolution du Sporozoaire.

Il en résulte que, si nous connaissons bien l'évolution nucléaire, nos idées sur le cytoplasme sont beaucoup plus vagues.

Dans leurs études sur les Coccidies, **Schellack et Reichenow** (1913) et **Reichenow** (1921) emploient pour désigner une formation, dont la masse est importante dans le cytoplasme, les expressions vagues de boules de réserves « Reservstoffkugeln » et les auteurs ne précisent pas davantage la nature de cette formation.

En ce qui concerne les Grégarines, **Mühl** (1921), dans des recherches portant sur le cytoplasme des espèces parasites du *Tenebrio molitor*, estime que nous ne savons rien de précis sur les éléments figurés de ce cytoplasme : « die Natur dieser sich so eigenartig verhaltenden Granulationen ist fast unbekannt.... Über die chemische Natur jener Granulationen, wissen wir nichts Positives. » (p. 406).

Nous verrons, par l'étude historique de cette question, que l'opinion de l'auteur est d'un pessimisme un peu exagéré. Il n'en est pas moins vrai, que pour les deux grands groupes de Sporozoaires, de beaucoup les mieux connus, il y a, au sujet de la struc-

ture du cytoplasme, une imprécision qui contraste singulièrement avec les résultats, remarquables de précision, qui ont été obtenus sur la structure et l'évolution du noyau.

Essayer d'apporter quelques clartés sur la nature, la structure et l'évolution des divers éléments du cytoplasme d'un Sporozoaire, tel est le but principal de ces recherches. Les résultats obtenus comme réponse à cette question sont décrits dans la deuxième partie de cet exposé : « Les divers éléments du cytoplasme d'un Sporozoaire. »

Dans la troisième partie, un essai a été tenté, pour dégager des résultats obtenus quelques précisions sur les rapports que peuvent avoir entre eux les divers éléments et sur le rôle de chacun dans la vie cellulaire.

Enfin, parmi les qualités du cytoplasme, certaines se sont révélées en rapport avec le sexe, leur description et leur interprétation font l'objet de la quatrième partie de cet exposé : « Les caractères cytoplasmiques de la sexualité chez les Sporozoaires. »

Ces recherches sont limitées aux Grégarines et aux Coccidies. Chaque fois que le terme Sporozoaire est utilisé, dans cet exposé, il doit être entendu dans un sens restreint, il comprend seulement l'ensemble des deux groupes cités.

On peut distinguer dans l'ordre des Coccidies deux grandes subdivisions : 1^o les Eimeridées et 2^o les Adeléidées.

J'ai pris comme matériel de recherches dans le premier groupe un type hétéroïque, *Aggregata eberthi* Labbé, dont la phase gamogonique a lieu dans l'intestin de *Sepia officinalis*, alors que la phase schizogonique s'effectue chez les *Portunus*. J'ai choisi, au contraire, dans le deuxième groupe *Adelina dimidiata* A. Schn. type dont l'évolution s'accomplit dans l'intestin d'un seul hôte : *Scolopendra cingulata*. Latr.

Les deux Coccidies étudiées sont donc nettement différentes et les caractères communs à l'organisation de leurs cytoplasmes auront la valeur de caractères généraux pour le groupe.

Les cinq espèces de Grégarines étudiées sont : 1^o *Nina gracilis* Greb. parasite de *Scolopendra cingulata* Latr.; 2^o *Gregarina polymorpha* Hamm; 3^o *Gregarina cuneata* Stein; 4^o *Steinina ovalis* Léger et Duboscq, trois parasites du *Tenebrio molitor*; 5^o *Stylorhynchus lon-*

gicollis Stein, parasite du *Blaps mucronata*. Ces espèces représentent des types, assez éloignés les uns des autres, pour donner une idée exacte sur les caractères généraux du cytoplasme des Grégarines.

J'ai choisi *Nina gracilis*, parce que cette espèce est une de celles dont l'évolution est la mieux connue. Pour le choix des autres types, j'ai été surtout guidé par des considérations se rapportant à la recherche des caractères de sexualisation du cytoplasme et les raisons de mon choix seront précisées dans l'étude de la sexualité.

CHAPITRE II

HISTORIQUE

Le cytoplasme des Grégarines est rempli de granulations que **Henle** (1845) considérait comme des corpuscules calcaires, tandis que **Stein** (1848) les croyait de nature graisseuse.

Bütschli (1871) est le premier auteur qui reconnaît la nature de ces granulations. Il étudie l'action des acides minéraux à diverses concentrations et dans des conditions différentes de température, il note l'insolubilité des granules dans l'alcool et l'éther, fixe la réaction de l'iode qui les colore en rouge brun, cette coloration passant au violet par l'action de l'acide sulfurique et conclut en les rapprochant des substances amyloïdes.

Schneider (1875) reconnaît l'action de l'iode sur ces granulations. Il note, très justement, que la moyenne de la taille des granules est assez souvent plus grande chez l'adulte que dans la Grégarine jeune. Les variations de coloration de ces corpuscules sont accidentelles, elles dépendent du milieu nutritif. Enfin l'auteur remarque chez *Clepsidrina ovata* et, plus rarement, dans *Clepsidrina blattarum* « des gouttelettes de graisse d'un beau jaune d'or apparaissant après la sortie des spores » (p. 45).

Frenzel (1885) pense pouvoir démontrer que les granulations des Grégarines sont de nature albuminoïde.

Bütschli (1885) reprend l'étude de cette question, il montre que la réaction de Millon est négative. Par l'action de la salive à 40°, les granulations se transforment en un sucre réduisant la liqueur

de Fehling. L'auteur étudie le mécanisme de cette réaction en faisant varier les conditions expérimentales. Il conclut à l'existence, chez les Grégarines, d'une substance de réserve, chimiquement voisine du glycogène, à laquelle il donne le nom de paraglycogène.

Maupas (1886) reconnaît que les granules existent dans un grand nombre de Grégarines. Par l'action de l'eau, ils peuvent se gonfler et sont formés de couches concentriques stratifiées. A la lumière polarisée ils présentent une croix de polarisation semblable à celle de l'amidon végétal. Pour marquer les ressemblances avec l'amidon, **Maupas** propose de désigner ces granules par le terme zooa-mylon.

Schneider (1887) trouve dans la Coccidie *Eimeria nepœ* des granulations réfringentes, colorées en rouge par le picrocarmin, il les rapproche des albuminoïdes. Dans les Grégarines *Clepsidrina granulosa* et *Stephanocephalus iuli*, il y a des formations analogues, corps colorables au carmin comme le nucléole, que l'auteur appelle des inclusions.

Henneguy (1888) étudie *Monocystis agilis*. Le paraglycogène y présente les caractères que **Bütschli** et **Maupas** ont indiqué pour d'autres espèces de Grégarines. La zone centrale d'un grain de paraglycogène ne se colore pas comme le reste du grain. Par l'action du violet de gentiane, elle apparaît tantôt sous l'aspect d'une croix vivement colorée au centre d'un grain incolore, tantôt au contraire, la croix brillante reste seule non colorée. La partie axiale doit être formée d'une substance plus condensée que le reste du grain.

Le mémoire de **Frenzel** (1892), première étude détaillée sur l'organisation des diverses parties d'une Grégarine, marque une date importante dans cet historique. L'auteur fait des recherches sur six espèces de Grégarines, il établit une classification des divers éléments qui sont communs à ces espèces et des éléments particuliers à certains types. La classification est établie par quelques réactions histologiques : action du sublimé, de l'alcool, coloration au carmin ; mais elle repose avant tout sur les réactions chimiques obtenues par les acides (acétique, azotique et sulfurique) et par les sucs digestifs (salive, trypsine). L'auteur fait varier les conditions de température et de concentration de ces divers agents. Il interprète les effets de coagulation, de dissolution ou de transformations chimiques obtenus,

en établissant la liste des diverses substances qui forment le corps d'une Grégarine.

Je ne retiendrai ici que celles de ces substances qui entrent dans la constitution du cytoplasme : 1^o l'alvéoline qui forme la trame des alvéoles, insoluble dans les acides, les bases, la salive, fixée par l'alcool, le sublimé, sans action sur l'iode et colorable par le carmin. L'auteur considère cette substance comme de nature albuminoïde; 2^o la paralvéoline, qui imprègne l'alvéoline, mais qui, étant dissoute par la salive à 42^o, se rapprocherait des substances cellulosiques; 3^o le paraglycogène, au sujet duquel l'auteur abandonne son interprétation première, reconnaissant la découverte de **Bütschli** dont il a vérifié l'exactitude; 4^o des gouttelettes de graisse dans le protomérite de certaines Grégarines.

Les autres substances énumérées ne sont plus nettement distinctes; ce sont des albuminoïdes séparées en deux classes suivant l'action du sublimé, c'est encore le protocollagène, substance qui se gonfle dans l'acide acétique et enfin la pyxine, particulière au genre *Pyxina*. L'auteur émet des hypothèses sur le rôle probable des diastases et des antienzymes, mais il ne fait pas l'étude expérimentale de cette question.

Léger (1892) trouve dans *Didymophies giganta* les inclusions colorables au carmin que **Schneider** avait décrites dans d'autres Grégarines.

Thélohan (1894) a fait, sur les Coccidies, une étude analogue à celle de **Frenzel** sur les Grégarines. Le protoplasme des Coccidies jeunes est absolument homogène. Dans les types adultes, l'auteur distingue les formations suivantes :

1^o Des granulations plastiques, petits corps sphériques réfringents, ayant des affinités, pour les colorants nucléaires basiques, mais ne se colorant ni par l'hématoxyline, ni par le carmin. Ces granules présentent un point coloré tantôt central, tantôt périphérique; 2^o de gros globules réfringents colorables par le carmin; 3^o des granules chromatoides, de très petite taille, ayant des affinités pour l'hématoxyline; 4^o des globules graisseux qui paraissent n'exister que d'une façon très exceptionnelle.

Labbé (1896) divise les éléments figurés du cytoplasme des Coccidies en deux classes : 1^o les granules plastiques, qu'il croit de

nature albuminoïde et constitués d'une substance spéciale, la coccidine « mot qui, sans préjuger de leur nature chimique, indiquera que ces granules sont propres aux Coccidies ». 2^o Les granules chromatoides, caractérisés par leurs affinités pour les colorants nucléaires basiques. L'auteur subdivise ces granules chromatoides en cinq catégories, chaque catégorie se trouve d'ailleurs propre à certaines espèces seulement. L'auteur émet l'hypothèse que tous ces granules chromatoides seraient peut-être des modifications de la coccidine, ce qui atténue un peu l'impression de la variabilité du cytoplasme suivant les espèces qui se dégage de ce travail.

Siedlecki (1898) ne retrouve pas dans la Coccidie de la Seiche les granules plastiques décrits par **Labbé**. Il y a seulement des granules chromatoides. Les grains ou microsomes qui se trouvent dans les parois des alvéoles ne peuvent être rangés dans aucune des catégories décrites par **Thélohan**. Quand ces microsomes deviennent très abondants, le protoplasme perd l'aspect alvéolaire pour devenir granuleux. Il y a dans la Coccidie jeune des granules noircis par l'acide osmique, **Siedlecki** les considère comme des globules de graisse.

Schaudinn (1900) distingue dans *Coccidium schubergi*, parasite du *Lithobius*, des granules de réserves de forme arrondie et très brillants; il les assimile aux granules plastiques de **Thélohan** et de **Labbé** et pense qu'ils sont constitués par de la coccidine. Les macrogamètes mûrs renferment en outre des granules colorables par l'hématoxyline. Dans *Cyclospora caryolitica*, **Schaudinn** (1902) ne retrouve pas cette dernière catégorie de granules, mais seulement les granules plastiques. **Léger et Duboscq** (1903) décrivent dans *Adelina dimidiata coccidioides* des corps chromatoides. **Léger** (1904) indique également la présence de corps chromatoides dans le cytoplasme de plusieurs Grégarines : *Stylorynchus longicollis*, *Gregarina maculata*. Il rapproche ces formations des inclusions de **Schneider** et remarque qu'il faut les considérer comme des déchets du noyau et non comme de véritables chromidies.

Drzewiecki (1904) trouve des corps amyloïdes et des chromidies dans *Monocystis porrecta* et **Cecconi** (1905), des chromidies dans *Anchorina sagittata*.

Kuschakewitsch (1907) étudie les émissions nucléolaires dans les Grégarines parasites du *Tenebrio molitor* et signale l'existence du paraglycogène dans le cytoplasme.

Dobell (1907) montre des chromidies dans la Coccidie *Adelea ovata*.

Comes (1907) décrit dans deux Grégarines un appareil chromidial d'origine cytoplasmique. Il y a en outre chez *Stenophora iuli* une zone périnucléaire où se font les échanges du noyau au cytoplasme. Cette zone serait riche en diastases.

Léger et Duboscq (1908) étudient l'évolution schizogonique d'*Aggregata eberthi*. Le cytoplasme du sporozoïte qui vient de traverser la basale ne présente aucune différenciation. Plus tard, des grains chromidiaux apparaissent dans la zone périnucléaire, puis des corps sidérophiles et enfin de petites sphérules légèrement réfringentes (qui semblent devoir être interprétées comme des sphérules de paramylon). A partir de la taille 30μ , la structure alvéolaire étant réalisée, les sphérules de paraglycogène sont nettes.

Dans un Sporozoaire dont la croissance est très avancée, les auteurs distinguent : 1° un réseau transparent, sans doute l'alvéoline de **Frenzel**; 2° des grains sidérophiles, colorables en rouge par la méthode de Mann; 3° Des grains périphériques, colorables en violet par la même méthode; 4° des sphérules de paramylon, occupant les alvéoles du réseau.

Le schizozoïte, d'abord représenté par le noyau, l'archoplasme et le centrosome, se différencie peu à peu, montrant l'axe sidérophile puis, en arrière de l'archoplasme, des granulations sidérophiles séparées du noyau par une vacuole. Dans le schizozoïte libre, les grains chromidiaux sont résorbés, l'axe sidérophile qui part de la zone centrosomienne se termine au niveau de la vacuole.

L'étude de **Moroff** (1908) sur la phase gamogonique d'*Aggregata eberthi* est dominée par la conception de l'auteur sur la dualité du noyau. La sortie de la trophochromatine réalise de courts et petits corpuscules répartis dans le cytoplasme. L'origine nucléaire de ces corpuscules n'est pas douteuse, étant donné leur abondance autour du noyau. Les sphérules brillantes placées dans le protoplasme, vers les extrémités, et assez loin du noyau, correspondent aux glo-

bules de graisse signalés par **Siedlecki**. Il est difficile de dire la nature chimique des corpuscules répandus dans le cytoplasme, étant donné leur taille. La vacuolisation du cytoplasme s'accroît au cours de la croissance et la réserve nutritive est représentée sous forme de petits corpuscules, répartis entre les vacuoles.

Hesse (1909) indique l'existence du paramylon et de granulations chromidiales chez les Monocystidés, le paramylon se développant quand le chromidium disparaît.

Léger et Duboscq (1911) signalent des chromidies chez *Cephaloidophora maculata*, parasite dans le tube digestif de *Gammarus marinus*.

Schellack et Reichenow (1913), dans la Coccidie *Barrouxia schneideri* parasite du *Lithobius*, ne décrivent aucune formation se rapprochant de la coccidine ou des granules plastiques. Ils distinguent dans le cytoplasme : 1° des boules de réserves « Reservstoffkugeln » colorables par diverses couleurs d'aniline, rouge de Bordeaux, fuchsine; 2° des grains de volutine.

Schellack (1913) pour *Adelina dimidiata* et **Reichenow** (1913) pour *Karyolysus lacertæ* décrivent l'évolution de la volutine de ces Coccidies. Mais ces auteurs ne donnent aucune précision sur la nature des formations cytoplasmiques qu'ils appellent « Reservstoff ».

Fiebiger (1913) signale l'existence de globules de graisse dans une nouvelle espèce de Coccidie qu'il décrit, *Eimeria gadi*.

Hirschler (1914) trouve dans *Monocystis ascidiæ* des mitochondries, granulations à peu près uniformément répandues dans le cytoplasme, mais plus abondantes autour du noyau. La grandeur, la forme et la topographie de ces éléments ne changent, ni par l'âge, ni par le mode de vie de la Grégarine.

La disposition des chromidies chez *Monocystis* rappelle celle des mitochondries, les deux formations sont confondues, tout au moins pour les stades des Grégarines non enkystées. Les « images en mottes », décrites chez les autres Grégarines, et considérées le plus souvent comme d'origine nucléaire, sont des mitochondries gonflées et rassemblées en mottes. Elles ne viennent pas du noyau. Les éléments de Golgi, répandus dans le cytoplasme, sont distincts des mitochondries, ce sont de petites masses rondes en forme de vésicules et de gobelets, qui sont plus grosses que les mitochondries,

mais moins nombreuses. Elles sont révélées par la méthode osmique, la méthode d'imprégnation à l'argent ne donnant pas de résultat. Les mottes chromidiales correspondraient peut-être, pour une petite partie, à l'appareil de Golgi élémentaire.

Iwaji Ikeda (1914) signale dans le macrogamétocyte de la Coccidie *Dobellia binucleata* des grains chromatiques, véritables chromidies. Des granules oxyphiles apparaissent dans le cytoplasme parallèlement à la diminution de la masse chromidiale. L'auteur pense qu'il y a transformation des chromidies en réserves oxyphiles.

Goodrich et Pixell-Goodrich (1920) décrivent dans *Gonospora minchini* de petits corps colorables par l'hématoxyline et la fuchsine, qui rappellent les lamelles mucoïdes trouvées par **Léger et Duboscq** dans *Nina gracilis*.

Reichenow (1921) suit, dans plusieurs Coccidies du genre *Karyolysus*, l'évolution des grains de volutine et celle des vacuoles d'une substance de réserve homogène « Reservstoff ».

Nieschulz (1921) trouve dans le cytoplasme de la Coccidie *Eimeria pfeifferi*, des boules de réserves colorables par l'hémalun mais qui ne se colorent pas par l'hématoxyline Delafield. Il les rapproche des « Reservstoffkugeln » décrites par **Schellack et Reichenow** dans *Barrouxia schneideri*.

CHAPITRE III

LES MÉTHODES ET LEUR CRITIQUE

I. — ÉTUDE SUR LE VIVANT.

J'ai fréquemment utilisé, dans ces recherches, l'examen du Sporozoaire vivant. Cette méthode de travail me paraît avoir une importance considérable pour l'étude cytologique. Tout détail d'organisation obtenu par cet examen direct a une valeur bien supérieure aux résultats acquis par des méthodes complexes. Si, malgré cet emploi fréquent, la méthode ne m'a révélé aucun élément nouveau dans le cytoplasme, il n'y a pas lieu d'en être surpris, car l'étude des Sporozoaires vivants a toujours été longuement utilisée et par des observateurs de grande valeur.

L'étude sur le vivant, examen direct ou après frottis, n'en constitue pas moins une méthode indispensable à toute recherche. Complétée par les colorations vitales, elle permet souvent d'apprécier la signification des résultats apportés par d'autres procédés. A ce point de vue, la coloration vitale des éléments du chondriome a donné de bons résultats chez les Sporozoaires par l'utilisation du violet dahlia.

II. — MÉTHODE DES COUPES A LA CONGÉLATION.

Cette méthode, en supprimant un certain nombre de manipulations sur les tissus, offre un réel avantage. Malheureusement dans le tissu parasité, le Sporozoaire constitue un élément hétérogène et les effets de la congélation se trouvent alors trop irréguliers, pour qu'on puisse obtenir les coupes de faible épaisseur, qui seraient les plus profitables. La méthode est cependant avantageuse pour les recherches microchimiques.

III. — MÉTHODE DES COUPES A LA PARAFFINE.

C'est le procédé classique des coupes après fixation et inclusion à la paraffine, qui a été le plus utilisé dans ces recherches. Les détails concernant les fixateurs et les colorants employés se trouvent dans les divers ouvrages de technique microscopique, en particulier dans le précis de **Langeron** (1921).

1. *Fixateurs.*

La présence de l'alcool ou d'une trop forte proportion d'acide dans un fixateur est nuisible à la bonne conservation du cytoplasme. Ainsi, le fixateur de Schaudinn au sublimé alcoolique, si fréquemment utilisé par l'école allemande, pour les recherches sur les Coccidies, est un bon fixateur du noyau, mais il disloque partiellement les éléments du cytoplasme. Il en est de même, à des degrés divers, pour les autres fixateurs nucléaires. Je les ai utilisés comme méthode de contrôle. Le Bouin-Duboscq et le sublimé acétique m'ont donné, à ce point de vue, de bons résultats, mais ils ne conviennent pas pour des recherches sur le cytoplasme.

Les fixateurs, qui conservent le mieux la structure cytoplasmique, sont les fixateurs mitochondriaux. Malheureusement ces fixateurs sont peu pénétrants et cela constitue une difficulté sérieuse pour l'étude des Coccidies et des Grégarines dont certaines formes de l'évolution, en particulier les formes enkystées, sont si difficiles à pénétrer. La durée de la fixation doit être en rapport avec les stades de l'évolution que l'on veut étudier.

Les tissus ont été fixés par les méthodes de **Regaud**, de **Champy** et de **Benoît**. Ce dernier fixateur donne de bons résultats, mais, si on utilise la formule à base trichloracétique, il y a avantage à diminuer de moitié la proportion de cet acide, indiquée par l'auteur, quand il s'agit de recherches sur les formes non enkystées des Sporozoaires.

Pour l'étude de l'appareil de Golgi, j'ai employé les deux types de fixateurs;

A. Fixations à l'acide osmique : 1^o méthode de **Kopsch**; 2^o méthode de **Weigl** au sublimé osmique; et 3^o Champy osmique (**Hirschler** 1924). Suivant le matériel traité, ces trois fixateurs présentent des avantages divers. Ils conservent en général bien le chondriome et la plupart des éléments du cytoplasme.

B. Parmi les méthodes d'imprégnation à l'argent, celles de **da Fano** (1920) et de **Cajal** m'ont donné des résultats bien supérieurs aux résultats obtenus par les méthodes de **Golgi**.

Dans la recherche des lipoides et des graisses, j'ai utilisé la méthode au formol salé suivie de coupes à la congélation, mais la plupart des résultats obtenus ont été acquis par l'emploi des diverses méthodes de **Ciaccio** (1910).

Pour les études microchimiques le formol salé (formol 10, eau physiologique 90) convient mieux que l'alcool.

2. *Colorants.*

Après les fixateurs mitochondriaux, la coloration par l'hématoxyline au fer (procédé Regaud) convient bien pour le chondriome; elle doit être de moins longue durée pour l'étude des autres éléments du cytoplasme, et il faut la compléter par une coloration à l'éosine

ou, mieux encore, par le colorant Prenant, ou par la méthode de **Hollande** (1920).

Le procédé d'**Altmann** (fuchsine acide), les colorants de Mallory, de Mann, l'association **safranine vert lumière**, ont été avantageusement utilisés, associés aux divers modes de fixation.

Le paraglycogène a été caractérisé par la **gomme iodée**. Les albuminoïdes par la réaction du biuret, le Millon et les méthodes de **Derrien et Turchini** (1924). Le phosphore par le procédé de **Mac Callum** et par la méthode de **Pollacci**, dans laquelle intervient le chlorure d'étain à la place du chlorhydrate de phénylhydrazine de la formule Mac Callum.

Les réactions qui ont servi à caractériser les lipoides et les graisses seront indiquées dans la description des qualités de ces réserves.

3. Critiques de la méthode.

On peut faire à la méthode des coupes à la paraffine des critiques graves. Malgré l'ensemble des précautions prises, n'est-il pas à craindre que les manipulations subies par les tissus ne modifient partiellement la réalité? La méthode devra être complétée par l'application des autres modes de recherches indiqués.

Toutefois, si dans cette méthode, nous arrivons par des procédés de fixations et de colorations nettement différents, à des résultats concordants, ces résultats ne se trouvent-ils pas singulièrement mieux établis?

C'est le procédé de travail qui a été suivi dans ces recherches. Il est plus complexe et plus lent que celui qui consiste à suivre une méthode déterminée, reconnue comme la meilleure; mais il est le plus sûr moyen d'apprécier justement la valeur des résultats obtenus.

La variété des fixateurs et des colorants employés ne risque-t-elle pas de faire apparaître, sous des aspects parfois divers, des éléments en réalité identiques? Il est indispensable, pour affirmer l'indépendance de deux formations, de constater leur coexistence dans les mêmes images.

Il n'y a pas de procédé qui, conservant tous les éléments du cytoplasme, permette en même temps de les caractériser tous par

leurs réactions propres; mais le rapprochement des divers résultats doit pouvoir permettre de préciser dans ~~quelles limites~~ les constituants décrits sont ~~distincts les uns des autres~~.

VI. — DE LA MÉTHODE EN CYTOLOGIE.

Dans l'état actuel de la technique, il n'y a pas une méthode unique de travail en cytologie, mais bien un faisceau de procédés de recherches. La concordance des résultats obtenus par l'utilisation de procédés qui doivent être aussi différents que possible les uns des autres, constitue un des éléments les plus importants pour l'appréciation des résultats.

L'étude de l'ensemble des constituants d'une cellule donne, par les rapports qu'elle permet d'établir, une connaissance beaucoup plus précise sur chacun des éléments cytoplasmiques, qu'une étude limitée à une seule catégorie de constituants cellulaires.

DEUXIÈME PARTIE

LES ÉLÉMENTS DU CYTOPLASME D'UN SPOROZAIRE

CHAPITRE IV

LE CHONDRIOME

I — CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Le nombre des publications qui traitent du chondriome, tant dans les cellules végétales que dans les cellules animales, est aujourd'hui trop considérable pour qu'il soit utile de reprendre ici des considérations générales qui se trouvent parfaitement traitées dans plusieurs travaux. Les auteurs s'accordent d'ailleurs pour reconnaître que le chondriome est un élément essentiel de la cellule.

Chez les Protozoaires, **L. et R. Zoja** (1891) ont décrit des granu-

lations fuchsinophiles (bioblastes d'Altmann) dans une Amibe et divers Infusoires. Un travail fondamental sur les mitochondries des Infusoires a été publié par **Fauré-Fremiet** (1910); l'auteur conclut à la constance de cette formation dans le groupe. **Léger et Duboscq** (1916) décrivent les mitochondries du *Balantidium elongatum* et **Alexeieff** (1916, *a, b*) le chondriome de quelques Protistes.

En ce qui concerne les Sporozoaires, **Viguiet et Weber** (1912) signalent dans *Hæmogregarina sergentinum*, à côté de formations chromidiales, des granulations fines, isolées ou en chapelet, qu'ils croient être des mitochondries.

Dans les Grégarines, **Hirschler** (1914) décrit les mitochondries de *Monocystis ascidiae* et **Joyet-Lavergne** (1923, 1924, *c, e, f*) le chondriome de *Nina gracilis*, *G. polymorpha*, *G. cuneata*, *Steinina ovalis* et *Stylorynchus longicollis*. **Hirschler** (1924) signale le chondriome de *Monocystis agilis* et *G. polymorpha*, et **Poisson** (1924) celui de *Cephalodophora duboscqi*.

Pour les Coccidies, **Joyet-Lavergne** (1923, 1924, *b, d*, 1925, *f*) décrit le chondriome d'*Adelina dimidiata* et celui d'*Aggregata eberthi* aux divers stades de l'évolution de ces deux Sporozoaires.

Parmi les caractères chimiques qui m'ont servi à distinguer le chondriome, il faut citer la sensibilité des mitochondries à l'acide acétique, à l'alcool et à la chaleur. J'emploie, sur le même matériel de recherches, des fixateurs de types différents, les uns du type Regaud qui, insolubilisant le chondriome par un long mordantage chromique, en assurent la conservation; les autres, à base d'acide osmique, qui conservent le chondriome par une réaction chimique différente. Quand les résultats donnés par les deux méthodes comportent la même interprétation, il y a là un bon critérium pour préciser les éléments cellulaires qui doivent être classés dans le chondriome.

Au point de vue des colorants, les affinités des mitochondries sont très variables; les expressions d'oxyphilie, de basophilie du chondriome, qui seront employées dans la quatrième partie de ce travail, ont une valeur purement relative qui sera précisée ultérieurement. Parmi les colorants, le fer, dans la méthode à l'hématoxyline ferrique, est bien retenu par le chondriome, en particulier après une fixation au Regaud; mais il n'est pas assez électif. La

fuchsine, plus élective n'est cependant pas, elle non plus, spécifique du chondriome. Dans les Sporozoaires, elle colore aussi les albuminoïdes et le noyau; toutefois, ici, les tonalités de colorations étant différentes pour ces divers éléments cellulaires, ce colorant se trouve être beaucoup plus précis que le fer. La modification technique de Bensley-Cowdry, exagérant les différences de tonalité, permet de mieux limiter, ce qu'il convient de ranger dans le chondriome. Une remarque analogue peut être faite pour l'emploi de la méthode de Kull après le fixateur Champy.

Les résultats obtenus par ces diverses méthodes sont concordants et dans un assez grand nombre de cas, ils ont été confirmés par l'examen sur le vivant; le chondriome des Sporozoaires a des affinités nettes pour le violet dahlia en coloration vitale.

Pour la description des diverses formes du chondriome, j'emploie la terminologie de **Benda** (1903) et de **Meves** (1907); chondriocotes = filaments lisses; chondriomites = file de grains et mitochondrie = grain.

II. — LE CHONDRIOME DES COCCIDIES.

1. *Adelina dimidiata*.

Le mérozoïte qui vient de se former a un groupement de fines granulations mitochondriales qui, placé dans la partie antérieure du cytoplasme, un peu en avant du noyau, n'atteint pas l'extrémité antérieure du mérozoïte. Dans la suite du développement, la localisation du chondriome est moins précise et dans les jeunes schizontes ou gamontes, on trouve des granulations mitochondriales dans le cytoplasme, aussi bien dans la région placée en arrière du noyau, que dans la région antérieure. Dans tous ces stades jeunes, la forme mitochondrie est la caractéristique du chondriome.

Le schizonte développé et le microgamétocyte mûr possèdent, à côté des mitochondries, quelques courts chondriomites et chondriocotes. Certains de ces derniers sont accolés à de petites masses albuminoïdes.

Chondriomites et chondriocotes sont plus nombreux dans le

macrogamète; ils se développent à mesure que les masses de réserves s'accroissent, au cours du développement de la Coccidie. Certains chondriocontes, en forme d'arc, sont accolés aux réserves albuminoïdes auxquelles ils constituent une espèce de calotte.

2. *Aggregata eberthi*.

Le schizonte d'*Aggregata*, qui vient de se former dans le Crabe parasite, présente un groupement de fins granules mitochondriaux, placés entre la vacuole et l'arrière de l'archoplasme. Les diverses parties du schizozoïte sont décrites dans le travail de **Léger et Duboscq** (1908).

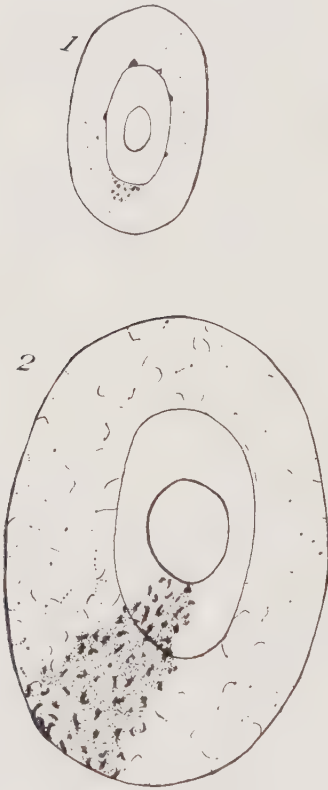


FIG. I. — *Aggregata eberthi*. — Deux stades de développement du schizonte; chondriome et éléments de Golgi. $\times 1000$.

Gamogonie. — Le jeune gamonte, parasite de l'épithélium de la Seiche, a des granules mitochondriaux répandus dans le cytoplasme. A mesure que les réserves se développent, les granules s'orientent en files et on distingue des chondriomites et chondriocontes prennent une longueur plus grande à mesure que les masses de réserves grossissent; ils se disposent le long des travées cytoplasmiques et contribuent à réaliser l'aspect alvéolaire du cytoplasme. Chaque masse de réserve albuminoïde est accolée à un chondrioconte. Certains chondriomites et chondriocontes présentent à leurs extré-

mités des granules assez gros à réaction d'albuminoïde.

Quoique la répartition du chondriome soit à peu près uniforme

dans le cytoplasme, il est fréquemment plus abondant à proximité du noyau. Dans le macrogamète, cette prédominance du chondriome dans la région périnucléaire est bien marquée au stade où le noyau a émigré vers la périphérie de la Coccidie, lors de la fécondation.

Des granules mitochondriaux participent à la constitution des spores mais une partie du chondriome reste dans le reliquat.

Le chondriome participe-t-il à la genèse des microgamètes? Il est abondant dans les zones cytoplasmiques qui vont participer à cette genèse. Une partie du chondriome reste dans le reliquat du microgamétocyte.

Sporogonie. — Les phases jeunes de la Coccidie dans le Crabe ont des granules mitochondriaux répartis dans le cytoplasme et au cours du développement, on voit apparaître les mêmes phénomènes que ceux décrits dans la gamogonie. Le développement des chondriomites et chondriocontes le long des travées cytoplasmiques est, là aussi, lié à la croissance du paraglycogène dans la Coccidie. Les rapports du chondriome avec les réserves albuminoïdes sont les mêmes.

Lors de la genèse des schizozoïtes, la plus grande partie du chondriome reste dans le reliquat.

III. — LE CHONDRIOME DES GRÉGARINES.

1. — *Stylorynchus longicollis*.

Sporozoïte. — Le sporozoïte, fixé à l'épithélium intestinal du Blaps, présente des granulations mitochondriales dans le cytoplasme mais sa partie antérieure en est dépourvue.

Céphalín. — L'épimérite n'a pas de chondriome. Le protomérite a des mitochondries qui réalisent de courts chondriomites dans les céphalins âgés. Le deutomérite a de courts chondriocontes et chondriomites.

Sporadin. — Sauf une zone en forme de lentille protomérique, accolée à la partie antérieure de la Grégarine, qui est dépourvue de

chondriome, le reste du protomérite présente des granulations, de courtes chaînettes et quelques courts chondriocontes. Le chondriome du deutomérite est constitué par des éléments plus longs et plus espacés, chondriomites et chondriocontes placés le long des travées cytoplasmiques; la grosseur des éléments de réserve con-



FIG. II. — Le chondriome et les éléments de Golgi dans les jeunes céphalins et dans les sporozoïtes âgés de Grégarines. — 1 et 2, *Steinina ovalis*; 3, *Gregarina polymorpha*; 4, *Stylorynchus longicollis*; 5, *Nina gracilis* (chondriome en gris, éléments de Golgi en noir) $\times 1000$.

tribuant en quelque sorte à fixer la répartition du chondriome. Les réserves albuminoïdes sont accolées à des chondriocontes et certains chondriomites ou chondriocontes présentent à leurs extrémités des granules plus gros à réaction d'albuminoïde

Les chondriomites et chondriocontes se retrouvent dans les Grégarines enkystées, toutefois les éléments du chondriome sont ici moins abondants.

2. *Nina gracilis*.

Sporozoïte. — Le sporozoïte de *Nina* renferme des granulations mitochondriales dans le cytoplasme, son extrémité antérieure en est dépourvue.

Céphalin. — Cette absence de chondriome, à l'extrémité antérieure de la Grégarine, se retrouve dans le protomérite du céphalin, dont la partie antérieure est constituée par une bande cytoplasmique dépourvue d'éléments figurés. Cette bande cytoplasmique correspond à l'épimérite ou à la lentille protomérite de *Stylorynchus*. Dans le reste du protomérite de *Nina* se trouvent des granules mitochondriaux. La disposition en courtes chaînettes se dessine quand les corpuscules de paraglycogène grossissent. Dans le deutomérite, les chondriocontes et chondriomites sont sur les travées cytoplasmiques.

Sporadins. — Les différences entre le chondriome des deux segments de la Grégarine se retrouvent au stade sporadin. Dans le protomérite, la forme granulation domine; dans le deutomérite, chondriomites et chondriocontes sont plus longs et plus espacés que les courtes chaînettes du protomérite. Les rapports entre le chondriome du deutomérite et les éléments albuminoïdes sont les mêmes que ceux indiqués pour *Stylorynchus*.

On retrouve chondriocontes et chondriomites dans les Grégarines enkystées et une partie des granulations mitochondriales participe à la genèse de l'œuf de *Nina*.

3. *Steinina ovalis*.

Céphalin. — L'épimérite de *Steinina* est dépourvu de chondriome; il y a des fines granulations mitochondriales répandues dans le cytoplasme des deux autres segments du céphalin jeune. Au cours de la croissance, chondriomites et chondriocontes apparaîtront, d'abord dans le deutomérite, où ils se développeront le long des travées cytoplasmiques, plus tard dans le protomérite où ils seront toujours peu nombreux et courts.

Sporadins. — Les différences dans le chondriome de ces deux segments de la Grégarine se retrouvent au stade sporadin. Il y a une lentille antérieure protoméritique, dépourvue de chondriome, comme dans *Stylorynchus*. Dans le deutomérite, la répartition des chondriomites et chondriocotes est uniforme. Les seules inégalités que l'on note parfois, dans cette répartition sont : une zone péri-



FIG. III. — Le chondriome et les éléments de Golgi dans un céphalin de *Nina gracilis* (1) et dans un sporadin de *Stylorynchus longicollis* (2). Le chondriome en gris, les éléments de Golgi en noir; $\times 1000$.

nucléaire plus riche en chondriome ou une zone antérieure deutoméritique qui est au contraire plus pauvre en chondriome que le reste du cytoplasme.

Les rapports du chondriome avec les éléments albuminoïdes sont les mêmes que pour les autres Grégarines étudiées et on retrouve, chondriocotes et chondriomites dans les *Steinina* enkystées.

4. *G. polymorpha*.

Le sporozoïte de *G. polymorpha* a des granulations mitochondriales qui n'atteignent pas sa région antérieure.

Dans le céphalin, le chondriome du protomérite est granuleux; des chondriomites et chondriocontes apparaissent dans le deutomérite. Une disposition semblable se retrouve dans le sporadin. Aux extrémités, ou le long de certains chondriocontes ou chondriomites, se trouvent des granules albuminoïdes. On retrouve chondriocontes et chondriomites dans les Grégarines enkystées.

5. *G. cuneata*.

La disposition du chondriome, dans les stades de *G. cuneata* étudiés, est tout à fait semblable à celle que présentent les stades correspondants de *G. polymorpha*.

IV. — CONCLUSIONS.

Si la série des descriptions des chondriomes dans les diverses espèces étudiées est d'une grande monotonie, c'est parce que ces formations présentent une uniformité remarquable dans les Sporozoaires.

Les formes de la reproduction, mérozoïtes et schizozoïtes de Coccidies ou sporozoïtes de Grégarines présentent, toutes, un chondriome granuleux, qui n'atteint pas leur partie antérieure.

Dans la suite de l'évolution, l'apparition des chondriomites et chondriocontes, est parallèle au développement des réserves figurées. C'est, en quelque sorte, dans les espaces laissés libres par ces masses de réserves, que vont prendre place chondriocontes et chondriomites.

Une différence, d'ailleurs secondaire, apparaît entre Grégarines et Coccidies. Au cours de l'évolution, les Grégarines conservent plus longtemps le souvenir de la disposition ancestrale du sporozoïte, dont la pointe antérieure était dépourvue de chondriome.

L'épimérite de *Stylorynchus* et de *Steinina*, la bande cytoplasmique antérieure du protomérite de *Nina*, marquent la persistance de ce caractère dans les céphalins. Plus tard, les lentilles biconvexes, plaquées à la partie antérieure du protomérite, dans les sporadins

de *Steinina*, *Stylorhynchus*, *G. polymorpha* et *G. cuneata* constituent encore des vestiges de cette zone privée de chondriome.

Quelle est la signification de cette différence? Elle me paraît en relation avec le mode de nutrition. Les Grégarines, dans leur vie de parasite extracellulaire, ont longtemps leur extrémité antérieure placée dans les conditions particulières de nutrition que présente la pointe du sporozoïte. Dans les Coccidies, où la vie intracellulaire entraîne une situation uniforme pour toute la surface du Sporozoaire, la spécialisation primitive de la pointe antérieure de l'élément reproducteur disparaît très vite.

Le segment protoméritique des Grégarines conserve plus longtemps ses caractères primitifs, il est moins évolué que le deutomérite tant au point de vue du chondriome qu'au point de vue des réserves. L'apparition des chondriomites et chondriocoques est plus tardive chez les Grégarines que dans les Coccidies.

J'ai défini le chondriome des Sporozoaires par les qualités chimiques du chondriome des cellules des Métazoaires; les formations sont donc semblables au point de vue chimique. Elles sont également semblables au point de vue morphologique, ce qui m'a permis l'emploi des termes chondriomites et chondriocoques, et on pourrait appliquer au chondriome des Sporozoaires la définition morphologique résultant des travaux de **Benda** : Les mitochondries sont des granulations qui peuvent se grouper en filaments granuleux ou lisses avec la possibilité d'une évolution inverse.

Enfin, au point de vue de l'évolution, on trouve, dans le chondriome des cellules des Métazoaires, des exemples d'une évolution tout à fait analogue à celle décrite dans les Sporozoaires. Dans l'œuf de *Sabellaria alveolata*, d'après **Fauré-Fremiet** (1924), les jeunes oocytes ont un chondriome formé de fines granulations et aux stades ultérieurs il y a des filaments et des chaînettes. Si on voulait simplement schématiser la succession des images présentées par le chondriome au cours de l'évolution, on pourrait donner une figure analogue au schéma que donne **Guilliermond** (1923) pour l'évolution du chondriome inactif dans une cellule végétale. Pour les Sporozoaires, également, le schéma en question ne représenterait que l'évolution d'une partie du chondriome, l'autre partie, en relation avec les réserves albuminoïdes étant, ici, d'origine nucléaire.

Si on compare le chondriome des Sporozoaires aux formations analogues décrites dans les autres Protozoaires, on trouve peu de ressemblances. Le chondriome d'*Operculia notonectæ* (fig. 18, Pl. XIX, **Fauré-Fremiet** (1910) rappelle un peu celui d'un Sporozoaire. Pour les autres Protozoaires étudiés, les mitochondries, en général sphérulaires, ne pourraient se rapprocher que des granules mitochondriaux des phases jeunes des Sporozoaires, mais elles sont de bien plus grande taille, leur diamètre moyen étant 1 μ .

C'est dans les cellules des Métazoaires que nous trouvons les images se rapprochant le plus du chondriome des Sporozoaires : oocytes d'*Iulus terrestris* et de *Lithobius forficatus* (Fig. I, et fig. 8, Pl. XXI, **Fauré-Fremiet**, 1910), œufs d'Oiseaux (**Van Durme**, 1914). Les cellules interstitielles de l'ovaire (fig. 21, fig. 22, **Athias**, 1920) ont des chondriocones qui, placés dans les travées cytoplasmiques, contribuent à dessiner l'aspect alvéolaire du cytoplasme, d'une façon tout à fait semblable à ce qui a été décrit pour les Sporozoaires.

Le chondriome des Sporozoaires n'a de caractères primitifs que dans les stades jeunes de l'évolution. Dans le Sporozoaire adulte, il se présente comme une formation nettement évoluée, tout à fait comparable à un chondriome de cellule de Métazoaire.

CHAPITRE V

L'APPAREIL DE GOLGI

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

S'il est aujourd'hui classique de considérer le chondriome comme un élément permanent de la cellule, il n'en est pas de même pour l'appareil de Golgi. Il semble bien que l'opinion exprimée par **Henneguy** (1924), quand il considère que cette formation « ne correspond probablement pas à une structure permanente de la cellule », soit l'opinion d'un grand nombre de cytologistes de l'école française. Il convient donc de donner ici un aperçu des résultats obtenus dans la recherche de cette formation.

L'appareil réticulaire, découvert par **Golgi** (1898) dans les cellules des ganglions nerveux, a été trouvé depuis dans toutes les formes de cellules nerveuses où il se présente d'ailleurs particulièrement net. Il a été décrit dans les cellules des tissus les plus divers et pour les différents groupes de Vertébrés et d'Invertébrés tant dans les conditions pathologiques que dans les conditions normales. Une excellente revue des travaux publiés sur ces questions ayant été faite dans le mémoire de **Duesberg** (1912), je ne parlerai ici que des travaux postérieurs à cette publication.

Depuis cette date, l'appareil a été décrit dans divers tissus : capsules surrénales, **Pilat** (1912); ostéoblastes, **Deineka** (1912); œufs de Mammifères, épithélium folliculaire et corps jaune, **Kulesch** (1914); cellules cartilagineuses, **Pensa** (1915); rein et hématies de Batraciens, **Avel** (1924); stades embryonnaires, **Marcora** (1912), **Beremberg** (1912), **Fañañas** (1912), **Cajal** (1914).

L'évolution de l'appareil dans la spermatogenèse et l'ovogenèse a été suivie chez les Insectes et les Mollusques par **Weigl** (1912). L'étude de la spermatogenèse a été faite sur divers types, en particulier sur l'*Ascaris*, **Hirschler** (1913); divers Insectes, **Bowen** (1922); l'Homme, **Branca** (1924); l'ovogenèse a été étudiée dans les Ascidies, **Hirschler** (1914-1916); dans la Lymnée, **Bronte-Gatenby** (1918).

Bronte-Gatenby et Woodger (1920) ont précisé le rôle de l'appareil de Golgi dans la spermatogenèse et l'ovogenèse. **Ludford et Bronte-Gatenby** (1921) ont étudié la dictyokinèse dans les cellules germinales, et **Ludford** (1922) le comportement de l'appareil dans les diverses divisions cellulaires chez le Dytique.

L'appareil a été décrit chez les Insectes, **Bialkowska et Kulikowska** (1912); les Mollusques, **Weigl** (1912). Il existe chez les Protozoaires, et **Guilliermond** (1923) a démontré l'existence chez les Végétaux de formations qu'on peut rapprocher de l'appareil de Golgi.

Les tissus qui sont dans des conditions pathologiques naturelles (tumeurs) ou provoquées (traumatisme, action du froid) présentent un appareil altéré. **Cajal** (1914) et **da Fano** (1921, 1923) ont étudié ces altérations.

Une revue d'ensemble sur les rapports de l'appareil avec la physiologie cellulaire a été faite par **Cowdry** (1924); aux renseignements

bibliographiques donnés par cet auteur on peut ajouter les travaux de **Cajal** (1914), **da Fano** (1922), **Nassonow** (1923).

Il résulte des travaux énumérés ci-dessus et de ceux indiqués par **Duesberg** (1912) qu'on peut considérer l'appareil de Golgi comme un élément permanent de la cellule.

Un fait se dégage de la lecture de ces divers travaux; si on met à part les cellules nerveuses, pour lesquelles la formation mérite vraiment le nom d'appareil réticulaire, dans les autres types, chaque fois que l'évolution de la cellule a été suivie assez longtemps, on note une modification de forme de l'appareil. Le stade en réseau n'est que momentané dans la vie cellulaire. Soit par suite de la croissance (œuf), soit au moment de la sécrétion (cellule glandulaire), soit enfin lors de la division cellulaire, cet aspect caractéristique se perd pour donner un appareil disposé en granules, croissants ou même bâtonnets. Dans certains types (Crustacés, **Poluszynski**, 1911) cette forme disloquée est l'aspect le plus fréquent.

Il résulte de cette constatation que la définition de l'appareil de Golgi ne peut reposer sur les caractères morphologiques, il convient donc de préciser les caractères chimiques.

Je range sous le nom d'appareil de Golgi, les formations qui, distinctes des autres éléments de la cellule du Sporozoaire, sont révélées par les deux types de méthodes, méthode osmique et méthode à l'argent, et se montrent à la fois plus argento-philés, plus osmiophiles, plus sensibles aux acides que le chondriome.

Les formations, ainsi définies, comprennent certainement ce qui, dans le cytoplasme du Sporozoaire, correspond à l'appareil de Golgi d'une cellule de Métazoaire. J'ai montré d'ailleurs (1924 e), qu'on pouvait avoir les deux types d'appareils sur la même préparation. Toutefois, on peut faire à cette définition une critique. Malgré la distinction établie pour le chondriome, n'est-elle pas encore trop générale? N'y a-t-il pas des éléments cellulaires, autres que l'appareil de Golgi et le chondriome, qui, conservés avec nos méthodes de recherches, peuvent présenter des affinités pour l'acide osmique et pour l'argent? La critique est grave et seule une étude complète des divers éléments de la cellule dont on veut connaître l'appareil de Golgi permet d'y échapper et cela d'ailleurs, dans la limite des

précisions que la technique actuelle comporte pour la distinction des divers constituants d'une cellule.

L'appareil de Golgi des Protozoaires a été décrit par **Hirschler** (1914) dans la Grégarine *Monocystis ascidiae*. En 1923, à quelques jours d'intervalle, **Shana King et Bronte-Gatenby** sur *Adelea ovata*, **Joyet-Lavergne** sur *Adelina dimidiata* montrent l'existence de l'appareil de Golgi dans les Coccidies. Dans quelques notes (1924, 1925) j'ai décrit l'appareil dans les diverses phases de l'évolution de *Aggregata eberthi* et dans quelques phases de l'évolution des Grégarines : *Nina gracilis*, *G. polymorpha*, *G. cuneata*, *Steinina ovalis*, *Stylorhynchus longicollis*. Pour **Nassonow** (1924), l'appareil de Golgi des Flagellés est représenté par la vacuole pulsatile. **Duboscq et Grassé** (1925) ont décrit l'appareil de Golgi chez les Flagellés où il se confond avec l'appareil parabasal.

II. — L'APPAREIL DE GOLGI DES COCCIDIES.

1. *Aggregata eberthi*.

A) *Schizogonie*. — L'appareil de Golgi du schizonte est en relation avec le noyau. Dans les stades jeunes, il est formé d'une série de croissants ou de granules qui entourent le noyau. Au cours de la croissance, ces éléments périnucléaires se rassemblent en une zone qui recouvre partiellement le noyau, allant du nucléole vers la périphérie nucléaire.

Cette disposition est encore conservée lorsque le noyau émigre vers la surface de la Coccidie ; la masse de Golgi qui le recouvre partiellement est alors placée entre le nucléole et le centre de la cellule. Il y a peu d'éléments de Golgi dans le cytoplasme.

Schizozoïtes. — C'est la méthode d'imprégnation à l'argent qui donne les meilleurs résultats pour la mise en évidence de l'appareil de Golgi des schizozoïtes. Suivant les kystes examinés, l'appareil se présente dans les schizozoïtes soit sous forme d'arcs ou bâtonnets, soit en granulations.

Dans les kystes les moins évolués (A), l'appareil de Golgi des

schizozoïtes est nettement en relation avec le centrosome. Il est placé à une petite distance à l'arrière de l'archoplasme auquel il est relié par l'axe sidérophile. Ces termes sont définis dans la description du schizozoïte faite par **Léger et Duboscq** (1908). L'appareil a tout d'abord la forme d'un arc (Fig. I-II) dans les

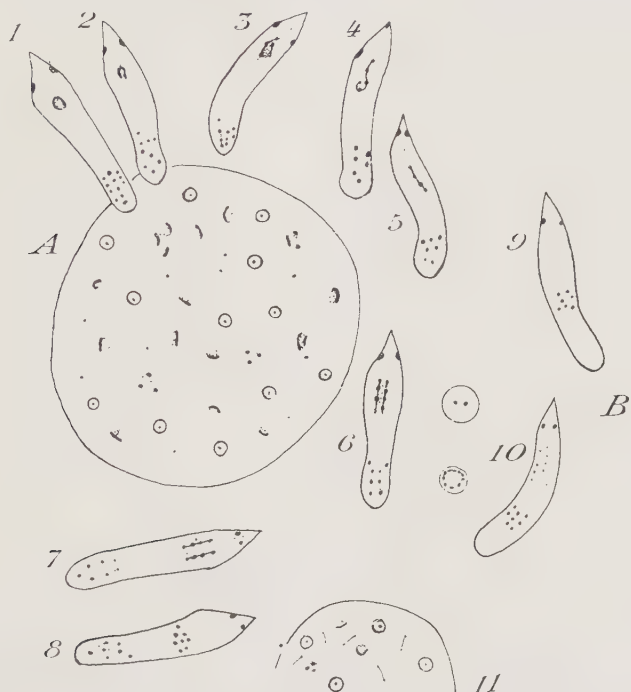


FIG. IV. — L'appareil de Golgi dans les schizozoïtes d'*Aggregata eberthi*. — 1 à 7, reliquat et schizozoïtes de kyste A. — 8 à 10, schizozoïtes de kyste B. — 11, portion de reliquat. $\times 2000$. Seuls les schizozoïtes 1, 2, 3, sont dessinés à leur place par rapport au reliquat. — 1 à 9, méthodes de Golgi et de Cajal, 10 et 11, Kopsch. Altmann (fuchsine acide).

stades les plus jeunes. Cet arc évolue en bâtonnet (3-4-5). Le bâtonnet se divise en deux baguettes bordant l'axe (7 et 6 avec coupe transversale dans le cytoplasme). Les formes à arc sont plus nombreuses dans les kystes où le reliquat est encore abondant.

On sait que l'appareil de Golgi présente parfois des affinités pour les colorants nucléaires; cette qualité existe, dans les formes décrites, pour la zone cytoplasmique bordée par les arcs ou bâton-

nets. Dans la coloration par la méthode de Cajal, ces zones, ainsi que le mucron de l'extrémité antérieure du schizozoïte, prennent le rouge Magenta comme le noyau, alors que le reste du cytoplasme se teinte en vert par le carmin d'indigo, la vacuole étant à peine colorée.

Dans les kystes les plus évolués (B), l'appareil de Golgi est représenté par un groupement de granules placés à l'avant du noyau, dans la vacuole (8-9). La présence des granules étant déjà nette sur certains arcs ou bâtonnets, les formes 8-9, où l'appareil de Golgi est granuleux, peuvent être considérées comme représentant des stades plus évolués.

Dans les deux catégories de kystes, le cône archoplasmique des schizozoïtes, qui a des affinités pour la fuchsine acide, est bordé à sa base par deux courts bâtonnets ou granules de Golgi. Le noyau, sauf au stade 9, présente à sa surface des granulations argentophiles très nettes, reliées entre elles par un très fin réseau qui coiffe en quelque sorte la substance nucléaire (coupe du noyau, 6). La méthode à l'acide osmique confirme les résultats obtenus, mais les figures sont moins nettes; toutefois elle montre que, dès ces stades jeunes, le chondriome et l'appareil de Golgi sont deux formations distinctes.

B) *Gamogonie*. — Dans l'étude de la gamogonie, c'est la méthode osmique qui a donné les résultats les plus nets. Le jeune gamonte, qui se trouve dans l'intestin de la Seiche, n'a pas conservé la disposition qu'il avait dans le Crabe au stade de schizozoïte. Son appareil de Golgi rappelle celui du schizonte. Il est placé sur la membrane nucléaire qu'il entoure d'une ligne presque continue. Cette ligne porte des excroissances formées de croissants ou de granules. Pendant la croissance, la ligne périnucléaire se rompt, l'appareil de Golgi se groupe en quelques masses voisines du noyau.

A mesure que la croissance se poursuit, l'appareil de Golgi s'éloigne du noyau et forme des plages qui se répandent dans le cytoplasme. Le fond d'une plage se teinte légèrement en gris par l'acide osmique et montre parfois des affinités nettes pour la fuchsine. Sur ce fond, sont disposés les petits arcs ou les granules, éléments nettement noircis par l'acide osmique. A un fort grossissement, les granules peuvent présenter une calotte plus fortement imprégnée que le reste du grain.

Quand le gamonte a achevé sa croissance, les éléments de Golgi qui s'étaient disséminés dans le cytoplasme se regroupent de nouveau. On les retrouve auprès du noyau qui a émigré vers la périphérie cellulaire. Ils se présentent parfois en une masse irrégulière qui rappelle un peu l'aspect classique du réseau.

Dans le microgamétocyte mûr, les éléments de Golgi, granules et croissants, sont disséminés dans tout le cytoplasme. Quand le

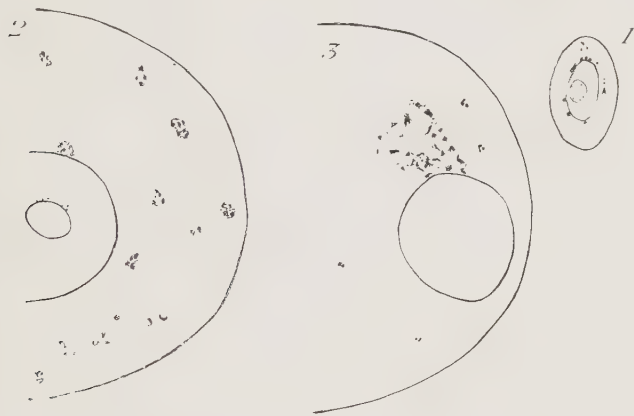


FIG. V. — Les éléments de Golgi aux phases de croissance du gamonte d'*Aggregata eberthi* $\times 800$.

noyau va se diviser, s'il s'agit d'un microgamétocyte de petite taille, les éléments de Golgi se portent en plus grande abondance à la périphérie, suivant une zone parallèle à la surface. Si l'on a un microgamétocyte de grande taille, les éléments de Golgi s'orientent suivant les futures zones de découpage qu'ils jalonnent.

La suite de l'évolution est la même dans les deux microgamétocytes, quelle que soit leur taille. Les granules de Golgi se rassemblent par petits groupes et chaque groupe pénètre dans la proéminence cytoplasmique qui donnera le futur microgamète. On distingue nettement les granules de Golgi dans le microgamète aux diverses phases de son développement sauf à la maturité. Sur la partie antérieure de la membrane du microgamète mûr se trouve plaquée une fine baguette de Golgi. Parfois, mais rarement, cette baguette apparaît distincte de la membrane cellulaire.

Quand la fécondation a été effectuée, les éléments de Golgi du macrogamète qui se trouvent au pôle occupé par le noyau, émigrent vers le pôle cellulaire opposé et se disséminent dans le cytoplasme. Au moment de la formation des sporoblastes, ils viennent jalonner les futurs rubans de découpage puis se distribuent en groupes de quelques granules. Chaque groupe pénètre dans la proéminence cytoplasmique proche de lui qui donnera un sporoblaste.

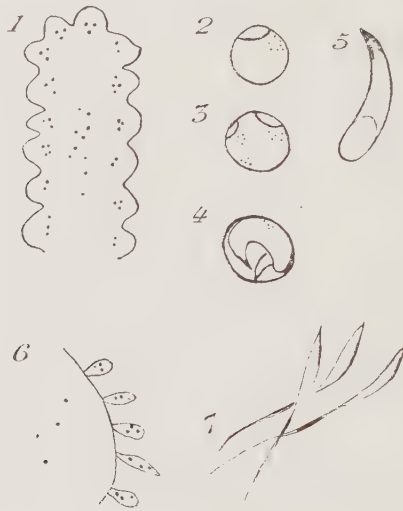


FIG. VI. — Les éléments de Golgi dans la gamogonie d'*Aggregata eberthi*. — 1. Genèse des sporoblastes; 2, 3, 4, évolution des spores; 5, sporozoïtes; 6, microgamétocyte pendant la genèse des microgamètes; 7, microgamètes. $\times 1000$.

Les éléments de Golgi, groupés en une seule masse dans la spore qui vient de se former, suivent encore une fois le même sort que celui du noyau. Lors de la division nucléaire, chacun des groupes de Golgi qui s'est formé passe dans un futur sporozoïte. Quand ce dernier s'est constitué, les granules de Golgi y paraissent moins distincts. Sur la partie antérieure de la membrane du sporozoïte mûr se trouvent plaqués des éléments de Golgi. Ces éléments, ainsi d'ailleurs que la baguette placée à la partie antérieure du microgamète, sont comparables à un acrosome.

L'appareil de Golgi a donc une évolution tout à fait parallèle à celle

du noyau, il se comporte comme un élément cellulaire constant, se transmettant à travers les diverses générations de cellules dans toute les phases de l'évolution de la Coccidie.

2. *Adelina dimidiata*.

A) Schizogonie. — Dans les jeunes schizontes, l'appareil de Golgi est constitué par des bâtonnets légèrement incurvés et des granules, éléments qui sont surtout abondants à la périphérie du cytoplasme. A partir d'une certaine taille, la membrane nucléaire se trouve entourée d'éléments de Golgi, granules ou croissants. Si dans le noyau on peut distinguer un karyosome, on constate que la plus grande partie des éléments de Golgi périnucléaires se trouvent condensés en une masse placée au pôle opposé à ce karyosome.

Quand le schizonte va se diviser, il y a un groupe de granules à proximité de chaque noyau et cela aux diverses phases de la multiplication nucléaire. Dans la forme en barillet, on distingue quelques granules de Golgi à proximité du noyau de chacun des futurs mérozoïtes.

B) Gamogonie. — Les éléments de Golgi d'un jeune gamonte sont disposés comme ceux d'un schizonte.

Microgamétocyte. — Il y a un groupement de granules dans le microgamétocyte. Lors de la formation des microgamètes, ces granules se distribuent en quatre groupes, la participation de chacun de ces groupes d'éléments de Golgi à la genèse d'un microgamète est probable, mais la taille des éléments rend cette observation difficile.

Macrogamète. — Dans le macrogamète qui s'accroît, il y a des éléments de Golgi, granules et croissants, dans le cytoplasme et sur la membrane nucléaire. Dans la suite de l'évolution, les granules se groupent en une motte qui, d'abord voisine du noyau, se superpose ensuite à lui.

On sait que, dans le macrogamète mûr, le noyau se porte au pôle opposé au microgamétocyte et, après la fécondation, revient au centre de la cellule. L'appareil de Golgi subit des migrations ana-

logues à celles du noyau. Les éléments de Golgi passent graduellement au pôle opposé au microgamétocyte, ce qui fait que, pendant la phase qui précède la fécondation, il y a deux masses de Golgi, une centrale

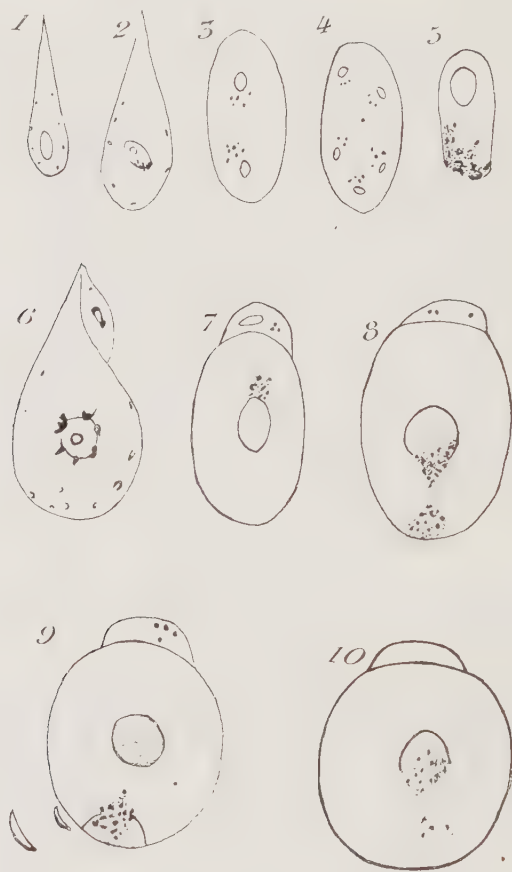


FIG. VII. — L'appareil de Golgi d'*Adelina dimidiata*. — 1, jeune gamonte ou schizonte; 2, 3, 4, croissance et divisions nucléaires du schizonte; 5, noyau du schizonte au stade 2, montrant les éléments de Golgi opposés au karyosome; 6 à 10, évolution des gamontes. 1, $\times 2000$; 5, $\times 3000$, les autres figures $\times 1000$.

et une polaire, cette dernière prenant de plus en plus d'importance aux dépens de l'autre.

La période où le transfert total a réalisé une seule masse, la masse polaire, est de peu de durée; elle est immédiatement suivie d'une

migration en sens inverse, plus rapide que la première, qui ramène l'appareil de Golgi au centre de la cellule, à proximité du noyau.

Lorsque le noyau se trouve encore à la périphérie cellulaire, il y a au centre du macrogamète une masse plus colorable dont la forme rappelle celle du noyau (**Schellack**, 1913, fig. 52, Pl. 6). **Léger et Duboscq** (1903) y voient de la chromatine expulsée. Je pense que cette masse représente la motte centrale de l'appareil de Golgi, ou tout au moins, la partie de cette masse de Golgi qui présente des affinités pour les colorants chromatiques.

III. — L'APPAREIL DE GOLGI DES GRÉGARINES.

1. *Steinina ovalis*.

Sporozoïte. — Dans les plus jeunes formes de sporozoïtes qu'on trouve fixées à l'épithélium intestinal du *Tenebrio*, l'appareil de Golgi est constitué par une baguette axiale placée dans le tiers antérieur de la Grégarine et n'atteignant pas son extrémité.

Plus tard, la baguette axiale est devenue beaucoup plus grêle, mais à sa base se trouve un groupement de granules dessinant une courbe dont la concavité est tournée vers la pointe. Dans la plupart des formes de ce stade, la baguette axiale n'est plus visible. Pendant la suite de l'évolution, le groupe de granules conserve sa position, à 4 ou 5 μ de l'extrémité antérieure du sporozoïte, mais il perd sa forme et constitue un groupement irrégulier. Lorsque l'aspect du céphalin se dessine, on voit que l'appareil de Golgi occupe la région qui deviendra le protomérite. A ce moment la membrane nucléaire est entourée d'éléments de Golgi, granules ou petits croissants, éléments qu'on retrouvera dans les céphalins et dans les sporadins.

Dans les divers sporozoïtes on distingue, très près de l'extrémité antérieure, deux granules ou très courts bâtonnets, placés de chaque côté, le long de la membrane.

Céphalins. — Les jeunes céphalins gardent pendant quelques temps les granules de Golgi localisés dans leur protomérite, plus tard la localisation est moins précise et les éléments de Golgi sont répan-

pus dans le cytoplasme. C'est cette disposition qu'on retrouve dans les sporadins.

2. *Gregarina polymorpha*.

Les plus jeunes sporozoïtes rencontrés présentent un appareil de Golgi constitué par deux croissants, placés à $4\ \mu$ de l'extrémité antérieure du sporozoïte. Dans les formes plus évoluées, l'appareil placé dans la même région, c'est-à-dire dans le tiers antérieur du sporozoïte, est constitué par deux rangées longitudinales de granules, disposées parallèlement à la surface. Ces rangées s'arrêtent à quelques μ de l'extrémité antérieure; mais en avant de chacune d'elles, et assez près de la pointe, se trouve un fin granule ou très court bâtonnet, plaqué contre la membrane.

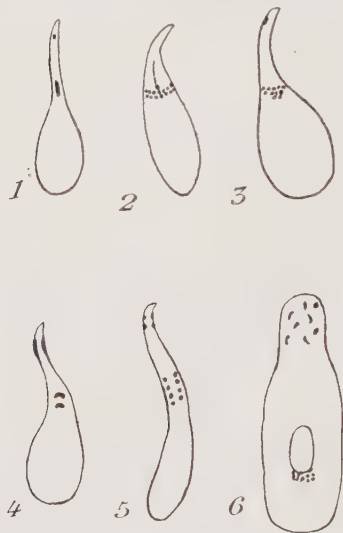


FIG. VIII. — L'appareil de Golgi dans les sporozoïtes de Grégarines. — 1, 2, 3, diverses phases du développement du sporozoïte de *Steinina ovalis*; 4, 5, sporozoïtes de *G. polymorpha*; 6, phase intracellulaire de *G. polymorpha*. 1 à 5, $\times 2000$; 6, $\times 1000$.

Dans les formes intra-épithéliales, la localisation des éléments de Golgi est moins précise; il y a des granules ou croissants dans la région antérieure, mais dans certaines formes on trouve ces éléments répandus dans tout le cytoplasme. A partir de ces stades intra-épithéliaux, la localisation d'une partie des éléments

de Golgi auprès du noyau s'effectue. On retrouve désormais ces éléments périnucléaires dans les diverses phases de l'évolution. Ils présentent des dispositions variables; tantôt granules et croissants constituent une ligne qui borde toute la périphérie nucléaire, tantôt ces éléments plus nombreux se rassemblent en une masse placée à l'un des pôles du noyau.

3. *Stylorynchus longicollis*.

Dans le céphalin jeune, dont les segments ne sont pas encore distincts, l'appareil de Golgi est constitué par un groupement de granules placés dans la région moyenne de la partie étroite de la Grégarine qui deviendra l'épimérite. Il y a des granules périnucléaires et quelques éléments de Golgi à la périphérie du cytoplasme.

Sporadins. — Dans le protomérite, les éléments de Golgi sont groupés vers la partie antérieure à quelques μ de l'extrémité. Ce sont des granules plus gros que les mitochondries. Par suite de leur tendance à se grouper, ils réalisent parfois une masse de Golgi à éléments peu distincts. Pendant la croissance, la place du groupement protomérique est variable, il se rapproche de la partie postérieure du protomérite à mesure que celui-ci régresse.

Le deutomérite du sporadin présente des éléments de Golgi périnucléaires plus abondants qu'au stade céphalin. Dans le reste du cytoplasme, la répartition de ces éléments est irrégulière, ils sont plus abondants à la périphérie du deutomérite et à la partie postérieure de la Grégarine.

La tendance des éléments à se grouper est ici très nette; ils forment de petites mottes irrégulières où on distingue, sur une plage argento-phile, quelques éléments plus gros, granules ou petits arcs. Cette structure des éléments de Golgi, qui rappelle ce qui a été vu pour *Aggregata*, se retrouve dans les Grégarines enkystées.

4. *Nina gracilis*.

Sporozoïte. — Le matériel traité pour l'étude du Golgi n'a pas donné les stades jeunes du sporozoïte; les plus petites formes rencontrées ont 30 à 45 μ . Ces sporozoïtes ont, en bordure de la pointe qui forme leur extrémité antérieure, des éléments de Golgi très nets. A ces stades, le chondriome est granuleux et il y a une certaine difficulté à distinguer parmi les granules du cytoplasme, ceux qui représentent les éléments de Golgi; toutefois, ces éléments sont plus gros que les mitochondries, ils sont surtout abondants dans la région antérieure, région qui dans les sporozoïtes jeunes est dépourvue de chondriome. Le noyau est entouré d'éléments de Golgi, granules et

petits arcs, ces éléments périnucléaires se retrouvent dans les autres phases de l'évolution.

Céphalin. — *Protomérite.* — Le protomérite du céphalin renferme des éléments de Golgi dont la localisation est variable; ils sont tantôt plus abondants dans la zone moyenne, tantôt dans la zone postérieure. Les éléments en bordure de la pointe du sporozoïte ne persistent pas; toutefois, certains céphalins à protomérite de forme allongée ont les bords du protomérite flanqués de deux baguettes de Golgi, placées de chaque côté, le long de la membrane.

Deutomérite. — Dans le deutomérite, la distinction est facile entre les éléments de Golgi (bâtonnets courts et trapus, croissants ou assemblage de granules) et le chondriome formé de fins chondriomites et chondriocotes. Les deux formations présentent parfois leur maximum d'intensité dans les mêmes régions, mais les inégalités de répartition du chondriome sont moins importantes que celles des éléments de Golgi. Ces éléments, quoique répandus dans tout le cytoplasme sont surtout abondants au voisinage du noyau, à la périphérie du deutomérite et à la partie postérieure du céphalin.

Dans le sporadin, les éléments de Golgi périnucléaires sont abondants, les autres éléments, répandus dans le cytoplasme, se groupent par plages, fréquemment abondantes dans la région antérieure de la Grégarine.

5. *Gregarina cuneata*.

L'appareil de Golgi de cette Grégarine ressemble à celui de *G. polymorpha*.

IV. — CONCLUSIONS.

1. *Comparaison avec les résultats des auteurs.*

Si on compare les résultats exposés ci-dessus avec ceux décrits par les auteurs ayant étudié l'appareil de Golgi des Sporozoaires, on voit que ces résultats sont concordants. L'appareil de Golgi de *Monocystis ascidiæ* (Hirschler, 1914) se présente sous la forme de petites masses rondes ou à demi arrondies, plus grosses que les mitochondries et moins nombreuses qu'elles dans le cytoplasme, où elles ont d'ailleurs une répartition plus irrégulière.

Dans les phases de l'évolution d'*Adelea ovata* qui ont été décrites par **Shana King et Bronte-Gatenby**, l'appareil de Golgi se présente comme dans les stades correspondants d'*Adelina dimidiata*.

Ces auteurs insistent sur la position particulière de l'appareil dans le schizonte où il se présente toujours au pôle opposé au karyosome; on retrouve le même phénomène dans *Adelina dimidiata*.

2. L'évolution de l'appareil de Golgi des Sporozoaires.

A) *Formes de reproduction.* — Il existe malheureusement une lacune dans mes résultats pour les sporozoïtes de Grégarines dont les formes très jeunes, correspondant aux premiers stades des schizozoïtes d'*Aggregata*, n'ont pas été étudiées. Si on compare entre elles les formes qui sont au même stade d'évolution, on constate une grande analogie entre les schizozoïtes de Coccidies et les sporozoïtes de Grégarines.

L'appareil de Golgi de ces stades est caractérisé dans les deux cas : 1° par une polarisation semblable dans la cellule; 2° par une rapidité de l'évolution de sa forme qui contraste avec les changements beaucoup moins rapides qu'on constatera dans les phases plus âgées; 3° par le passage de la forme bâtonnet à la forme groupement de granules.

Il y a enfin un quatrième caractère commun qui se retrouve aussi dans le sporozoïte et le microgamète d'*Aggregata*, c'est la présence de granules ou fines baguettes bordant la membrane vers l'extrémité antérieure de l'élément reproducteur. Ce caractère permet un rapprochement avec les spermatozoïdes. Les études sur la spermatogénèse (**Bronte-Gatenby et Woodger**, 1920) (**Bowen**, 1922) ont montré que l'appareil de Golgi contribue à la genèse de l'acrosome. Les éléments de Golgi de la pointe des formes reproductrices correspondent donc à une espèce d'acrosome.

Il est logique de supposer que l'appareil de Golgi des sporozoïtes et schizozoïtes de Sporozoaires présente des caractères primitifs. Si cette interprétation est exacte, c'est chez d'autres Protozoaires ou dans les phases embryonnaires des tissus de Métazoaires, qu'on trouvera les formes se rapprochant le plus de ce type primitif. Or, d'une part, il y a des analogies entre l'appareil de Golgi des

schizozoïtes d'*Aggregata* et celui des Flagellés (**Duboscq et Grassé**, 1925). D'autre part, dans les cellules embryonnaires (**Fanânâs**, 1912; **Cajal**, 1914), on retrouve les qualités qui caractérisent l'appareil primitif des stades de reproduction des Sporozoaires : polarisation dans la cellule, rapidité dans l'évolution de la forme. Enfin, si on compare l'appareil de Golgi des cellules embryonnaires des endothéliums, de la moelle, du bulbe, du cristallin, de la rétine (**Cajal**, 1914, fig. 4, 5, 9, 10, 12, 14) avec l'appareil de Golgi des schizozoïtes et sporozoïtes décrits ci-dessus, on remarque une analogie de formes tout à fait frappante.

B) *Phases de croissance*. — D'une façon générale, on distingue dans le Sporozoaire qui s'accroît des éléments de Golgi au voisinage de la surface du noyau. Les causes des variations d'importance de distribution de cet appareil périnucléaire et de la polarisation qu'il peut présenter au cours de la croissance sont des problèmes encore à résoudre. L'existence, à cette phase, d'éléments de Golgi répandus dans le cytoplasme rapproche la croissance du Sporozoaire de la croissance de l'œuf où une répartition analogue a été décrite. La condensation des éléments de Golgi auprès du noyau s'effectue aux phases qui précèdent la fécondation.

C) *Phases de multiplications cellulaires*. — On a vu par les nombreux exemples étudiés plus haut que, dans les phases de multiplication, l'appareil de Golgi suit le sort du noyau. **Shana-King et Bronte-Gatenby**, dans la sporogonie d'*Adelea ovata*, concluent à l'existence d'un phénomène de dictyokinèse. En ce qui concerne les cas que j'ai étudiés, je suis moins affirmatif. Le sens du mot dictyokinèse (**Perroncito**, 1910) est très précis; il implique l'existence de dictyosomes dont l'agencement rappelle les images de la karyokinèse. On trouve de telles images dans *Nina gracilis* enkystée aux stades de multiplication nucléaire mais, partout ailleurs, la répartition des éléments de Golgi ne se présente pas avec une régularité telle qu'on puisse ranger ces phénomènes dans le cadre si précis de la dictyokinèse.

Aux phases de multiplication de la cellule, il y a un parallélisme remarquable entre l'évolution du noyau et l'évolution de l'appareil

de Golgi, non seulement en ce qui concerne les phénomènes de division, mais aussi pour les migrations. Ce parallélisme peut s'accomplir sans que les détails des mécanismes de ces évolutions respectives soient calqués l'un sur l'autre. Pour ce phénomène général, qui traduit la liaison du noyau et de l'appareil de Golgi aux phases de multiplication cellulaire, je propose le nom de paradictyokinèse. La dictyokinèse serait un cas particulier de la paradictyokinèse.

3. *La nature de l'appareil de Golgi.*

L'appareil de Golgi des Sporozoaires ne présente de caractères primitifs qu'au stade des éléments reproducteurs. Partout ailleurs, il s'est révélé comme un appareil évolué tout à fait semblable à celui des cellules de Métazoaires. Il se pose donc à son sujet les mêmes problèmes que ceux qui se posent pour l'appareil de Golgi en général.

L'appareil de Golgi et les canalicules d'Holmgren. — On sait que **Golgi** (1906 et 1909) a montré les différences qui existent entre l'appareil réticulaire et les trophosponges d'Holmgren qu'il considère comme une formation distincte. **Cajal** (1914) s'est rangé à l'avis de **Golgi** et, plus récemment, **Da Fano** (1922) donnait de nouvelles raisons de distinguer les deux formations. L'appareil de Golgi des Sporozoaires ne rappelle à aucune phase de son évolution, ni dans aucun des types étudiés, les trophosponges.

Nassonow (1924) décrit dans les Flagellés un appareil de Golgi qui se confond avec la vacuole pulsatile. Pour **Parat et Painlevé** (1925), l'appareil de Golgi des cellules de Métazoaires se confond avec le vacuome. Cette dernière formation pouvant se révéler par la coloration vitale au rouge neutre. **Avel** (1925) conteste la conclusion des auteurs en ce qui concerne l'appareil de Golgi des Vertébrés, qui lui apparaît une formation très différente du vacuome.

La coloration vitale par le rouge neutre a été étudiée par **D. Muhl** (1921) sur les Grégarines du *Tenebrio*; elle n'a révélé aucune formation ressemblant à un vacuome ou pouvant se rapprocher de l'appareil de Golgi de ces Grégarines.

Toutefois, il y a dans le cytoplasme des Sporozoaires des formations qui, par leur constitution, réalisent les conditions d'une vacuole, ce sont les hiles des corpuscules de paraglycogène. Or,

ces vacuoles particulières peuvent fort bien retenir l'osmium ou l'argent. Les critiques faites par **Parat et Painlevé**, sur le manque de spécificité de nos méthodes de recherches de l'appareil de Golgi, sont donc en partie justifiées. Seule, une étude complète des éléments de la cellule, dont on veut décrire l'appareil de Golgi, permet d'échapper à ces critiques.

Pour **Parat et Bergeot** (1925), l'appareil de Golgi n'est point formé de lipoides. Cette conclusion des auteurs repose sur deux sortes d'arguments : 1^o sur le fait que l'acide osmique n'est pas le réactif spécifique des lipoides, 2^o sur les résultats négatifs que donnent les méthodes de recherches des lipoides pour déceler l'appareil de Golgi.

Le premier fait est incontestable; les conclusions qu'en déduisent les auteurs le sont moins. Le titre seul d'une note de **Regaud** (Caractères histologiques généraux des enclaves lipoides ne réduisant pas l'acide osmique. C. R. S. B. 1908) précise la question, montrant que, si l'acide osmique n'est pas le seul réactif des lipoides, il est cependant un des réactifs. Les travaux de **Ciaccio** (1910) ont montré que beaucoup de lipoides ont des affinités pour l'acide osmique; les lipoides des Sporozoaires sont dans ce cas (**Joyet-Lavergne**, 1925). D'autre part, les solvants des graisses ne dissolvent pas toujours les lipoides; l'acétone ne dissout pas la lécithine (**Mulon**, 1914). Les affinités de l'appareil de Golgi pour l'acide osmique, sa résistance à l'action des solvants des graisses sont deux raisons qui rendent assez plausible l'hypothèse d'une constitution lipuide de l'appareil.

Le deuxième argument des auteurs est le suivant : « Les méthodes de recherches des lipoides ne donnent pas l'appareil de Golgi ». Il est parfaitement exact que l'appareil de Golgi, encore plus sensible aux acides que les mitochondries, n'est, en général, pas conservé par ces méthodes. **Ciaccio** (1912), parlant des combinaisons stables entre les protéines et les lipoides, dit : « Il n'est pas possible de les déceler par les réactifs des graisses ». Les résultats négatifs obtenus par les auteurs concordent donc parfaitement avec l'hypothèse de la constitution lipoprotéique de l'appareil de Golgi.

Dans l'état actuel de la technique, il n'y a pas de méthode histologique capable de déceler, dans tous les cas, tout ce qui, dans une

cellule, peut se ranger dans le cadre, encore bien vague d'ailleurs, des lipoïdes.

La constitution chimique de l'appareil de Golgi n'est d'ailleurs pas rigoureusement constante ainsi que l'ont remarqué **Weigl** (1912), **Duesberg** (1912) et **Cajal** (1914).

L'action des réactifs n'est pas la même suivant les stades d'évolution étudiés. Dans les Coccidies, aux stades jeunes, l'appareil présente une plus grande affinité pour l'argent et les méthodes d'imprégnations donnent les meilleurs résultats; aux stades âgés, l'affinité de l'appareil pour l'acide osmique est au contraire plus grande. Ces différences d'action peuvent-elles s'interpréter comme le fait d'une prédominance des protéines dans l'appareil de Golgi des stades jeunes alors que, dans les stades plus évolués, le constituant lipoïde serait au contraire plus important? Cette hypothèse est en accord avec la possibilité de révéler les lipoïdes de l'appareil de Golgi, par les méthodes ordinaires (**Ciaccio**), dans le macrogamète mûr d'*Adelina dimidiata* (**Joyet-Lavergne**, 1925).

L'hypothèse d'une constitution lipoprotéique de l'appareil de Golgi est celle qui permet d'interpréter le plus rationnellement les faits observés jusqu'à ce jour, toutefois la technique cytologique est encore trop rudimentaire pour que le procédé nouveau, indiqué par **Parat et Bergeot**, pour faire apparaître en négatif des formations cellulaires encore mal connues ne soit favorablement accueilli par tous les chercheurs.

CHAPITRE VI

LE PARAGLYCOGÈNE

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Les caractères du paraglycogène ont été indiqués dans la partie historique de ces recherches. **Bütschli** (1885) le considère comme un hydrate de carbone voisin du glycogène, tandis que **Maupas** (1886) le rapproche de l'amidon.

Au point de vue histologique, aucune coloration spécifique n'a permis jusqu'à ce jour de déceler le paraglycogène. Ses affinités pour les colorants sont toujours faibles. A son affinité pour le violet

de gentiane déjà signalée par **Henneguy** (1888), il faut ajouter celle qu'il manifeste pour le bleu de méthyle. Dans la coloration par la méthode de Mann, le paraglycogène présente plus d'affinités pour ce colorant que pour l'éosine, il se teinte légèrement en vert. Le centre de la sphérule prend l'aspect d'une zone plus brillante et plus colorée où la matière colorante semble s'accumuler. Mais je ne considère pas cette réaction du bleu de méthyle comme assez spécifique pour constituer à elle seule, une méthode de recherche du paraglycogène; elle doit être complétée par la réaction de l'iode.

Pour essayer de préciser les qualités chimiques de cet hydrate de carbone par un procédé histologique, j'ai cherché à le déceler par diverses méthodes classiques de recherches du glycogène : méthodes de **Fischer** (1905), **Best** (1906), **Vastarini** (1909) et **Mayer** (1909); les résultats ont été négatifs. Il en résulte que, dans la mesure où des colorations analogues par les mêmes réactifs permettent de révéler les parentés chimiques, le paraglycogène semble assez éloigné du glycogène.

Par ses caractères physiques : insolubilité dans l'eau, stratification en zones concentriques, action sur la lumière polarisée, le grain de paraglycogène rappelle un grain d'amidon. En précisant la signification du corps central dans le grain, on verra que ce rapprochement est tout à fait justifié.

Kuschakewitsch (1907) regarde le corps central du paraglycogène comme un grain d'excrétion qui, apparaissant d'abord dans les parois des alvéoles, grossit et devient le centre du dépôt de paraglycogène.

Léger et Duboscq (1907), remarquant qu'on n'observe jamais de grain d'excrétion ayant la réfringence et les réactions microchimiques du corps central, rejettent cette interprétation. Ces auteurs se demandent si le centre des sphérules de paraglycogène est bien un corpuscule. « Il faut noter qu'il est souvent irrégulier et qu'il donne plutôt l'impression d'une petite bulle de gaz qui remplirait une cavité centrale ».

Cette hypothèse de **Léger et Duboscq** peut se vérifier. Le centre de la sphérule de paraglycogène est en réalité une zone moins condensée que le reste de la sphérule, c'est un vide résultant de la croissance, espèce de hile comparable à celui d'un grain d'amidon.

Il y a trois sortes d'arguments pour cette interprétation :

1° Les colorants les plus variés peuvent se fixer dans cette zone centrale et toute explication du phénomène par un mécanisme chimique tenant à la nature du corps central est à rejeter. Il y a là un phénomène purement physique d'attraction de la matière colorante vers la vacuole.

2° Dans un Sporozoaire où se manifeste la vacuolisation du nucléole correspondant à la sortie des chromidies, les centres des sphérules de paraglycogène ont le même aspect que les vacuoles du noyau, cette similitude d'aspect apparaissant avec des fixateurs et des colorants très variés.

3° On peut enfin vérifier expérimentalement que la zone centrale d'un corpuscule de paraglycogène n'est pas un corps de forme déterminée, mais bien un hile dont l'aspect varie suivant les condensations qui s'y opèrent. Cette vérification pouvant être utilisée comme méthode de recherche du paraglycogène, je vais l'exposer avec quelques détails. Les coupes ayant été traitées par une solution d'iode dans l'iodure de potassium ou par la gomme iodée sont

après lavage déshydratées de la façon suivante : on leur fait parcourir avec un séjour d'une minute dans chaque tube la série des tubes Borel renfermant les mélanges suivants : 1. acétone; 2. (acétone 15 plus toluène 85); 3. (acétone 30, toluène 70); 4. (acétone 50, toluène 50); 5. (acétone 20, toluène 80), on plonge dans le toluène et on monte au baume de Canada. Il faut procéder immédiatement à l'examen des coupes; on constate alors que les sphérules de paraglycogène sont colorées par l'iode, le corps central apparaît incolore bordé par une fine raie noire. Peu à peu on assiste à la décoloration de la sphérule, l'iode venant se condenser dans le hile qui bientôt apparaît en noir sur une sphérule de paraglycogène incolore. L'expérience est particulièrement nette avec des corps de paraglycogène de grandes tailles.

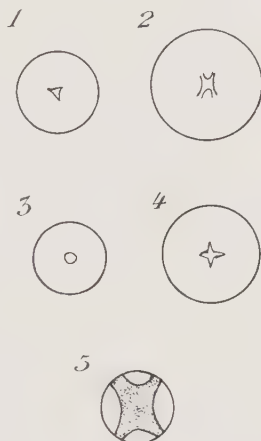


FIG. IX. — Sphérules de paraglycogène, 1, 2, 3, 4, divers aspects du hile; 5, la croix de polarisation. $\times 2000$.

Il résulte de ces faits, que la structure du paraglycogène est analogue à celle d'un grain d'amidon et le mot de zooamylon proposé par **Maupas** (1886) est un terme plus heureux que celui de paraglycogène. Cependant **Bütschli** (1885) a la priorité de la dénomination de cette substance; les caractères qu'il a donnés pour la définir sont précis et importants; on doit donc conserver le terme de paraglycogène, indiqué par cet auteur, mais en attribuant à ce mot le sens d'amidon animal.

Beaucoup d'auteurs se servent de l'expression paramylon pour désigner le paraglycogène, j'ai suivi leur exemple dans une de mes publications (1924, *d*). Je reconnais aujourd'hui que le mot paramylon est incorrect pour désigner les hydrates de carbone des Sporozoaires, ce terme ayant été employé pour désigner une substance différente du paraglycogène. Les remarques faites à ce sujet par de **Beauchamps** (1911) sont entièrement justifiées.

II. — PARAGLYCOGÈNE DES GRÉGARINES.

L'existence du paraglycogène a été reconnue dans un grand nombre de Grégarines. J'ai retrouvé cette substance dans les 5 espèces que j'ai étudiées : *Nina gracilis*, *G. polymorpha*, *G. cuneata*, *Steinina ovalis*, *Stylorhynchus longicollis*, avec des caractères assez semblables pour pouvoir en faire une description générale commune à ces diverses espèces.

Le paraglycogène constitue la masse la plus importante du cytoplasme d'un céphalin ou d'un sporadin, il se présente sous forme de sphérules dont la taille augmente légèrement avec la croissance de la Grégarine. Les sphérules d'une Grégarine ont presque toutes la même taille et leur répartition est uniforme dans le deutomérite; toutefois, la zone antérieure de ce deutomérite est très fréquemment moins riche en paraglycogène. La répartition de cette réserve dans la protomérite étant liée à la sexualité sera étudiée plus loin.

Quand les Grégarines s'enkystent, chacune renferme une provision de paraglycogène, mais la destinée de cette réserve est différente suivant le sexe. Si, dans le mâle, elle contribue à la genèse des spermatozoïdes, sa participation n'est pas visible; une grande masse de paraglycogène reste dans le reliquat. Dans la femelle, au contraire,

s'il reste une partie du paraglycogène dans le reliquat, la portion la plus importante participe à la genèse des œufs. De cette participation on peut déduire l'importance de la réserve hydrocarbonée pour la constance des caractères chimiques de l'espèce. Je décrirai ici la genèse de l'œuf de *Nina gracilis*.

L'œuf de *Nina* qui se constitue est d'abord formé par une petite masse protoplasmique subsphérique dont la partie centrale est occupée par une grosse vacuole. Le contenu de cette vacuole n'a pas



FIG. X. — La genèse de l'œuf de *Nina gracilis*. — 1, noyau ♀ et masse vitelloïde; 2, noyau ♀ et masse vitelloïde, développement de la vacuole; 3 à 9, diverses phases de l'évolution de l'œuf (disposition du noyau, des vacuoles, du paraglycogène, du chondriome). $\times 2000$.

été précisé. Elle est bordée par le noyau des sphérules de paraglycogène et des grains mitochondriaux.

Bientôt une polarisation s'établit; les sphérules de paraglycogène se portent au pôle opposé au noyau, de l'autre côté de la vacuole. L'œuf s'étire légèrement à son pôle nucléaire, que j'appellerai le pôle antérieur, suivant la notation adoptée par **Léger et Duboscq** (1909). L'amincissement à ce pôle continuant à s'accroître donne une figure en forme de poire, l'extrémité antérieure de cette poire forme un cône qui coiffe le noyau. La zone antérieure continue à s'accroître, mais en s'arrondissant, elle donne à l'œuf une forme ovoïde; à ce stade, la vacuole se divise en deux par un cloisonnement suivant le petit axe de l'ovoïde. Des sphérules de paraglycogène émigrent ensuite entre les deux vacuoles, la distribution des grains mitochondriaux s'est également modifiée. Un deuxième cloisonnement parallèle au

premier divise en deux la vacuole postérieure. Les sphérules de paraglycogène et les mitochondries se répartissent alors autour des trois vacuoles, la taille des sphérules a diminué. Le cloisonnement des vacuoles continue ensuite jusqu'à réaliser l'aspect alvéolaire de l'œuf mûr.

III. — PARAGLYCOGÈNE DES COCCIDIES.

I. — *Adelina dimidiata*.

Quoique les proportions de paraglycogène dans la cellule d'*Adelina* soient assez variables, suivant les stades examinés, on peut dire que, dans l'ensemble, il constitue la réserve la plus importante au cours de l'évolution de la Coccidie.

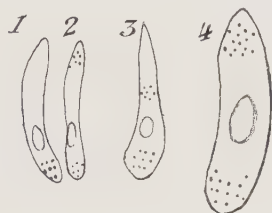
A. *Schizogonie*. — Il y a dans le mérozoïte une masse de fines granulations localisée à une des extrémités. Dans un schizonte qui s'accroît, il y a deux zones de paraglycogène, l'une à l'avant, l'autre à l'arrière de la région périnucléaire. La zone postérieure a des granules plus abondants et un peu plus gros. Pendant la croissance, les granules augmentent légèrement de taille et se répandent dans le cytoplasme. Lors de la division nucléaire, ils se réunissent par petits amas dont la plupart se répartissent dans les mérozoïtes, les autres restant dans le reliquat. Dans certains barillets, des mérozoïtes sont pourvus de deux masses de paraglycogène, une à chaque extrémité; ce sont peut-être les futurs gamontes.

B) *Gamogonie*. — *Microgamétocyte*. — La disposition du paraglycogène dans le microgamétocyte développé ressemble à celle du schizonte. Plus tard la localisation des réserves s'atténue. Le paraglycogène reste dans le reliquat à la formation des microgamètes qui en sont dépourvus.

Macrogamète. — Les granules d'un jeune macrogamète sont disposés comme ceux d'un schizonte, mais ils grossissent davantage dans la suite de l'évolution. La zone antérieure prend bientôt une importance semblable à celle du pôle postérieur, puis tout le cytoplasme est envahi, sauf la pointe. Pendant cet accroissement,

les corpuscules de paraglycogène, d'abord sphériques, deviennent souvent ovoïdes, incurvés. Le hile, point brillant très réfringent, apparaît dès que la taille atteint $1\ \mu$ à $1\ \mu, 5$. Les corpuscules atteignent leur maximum de taille, $2\ \mu, 5$ environ, au moment de la fécondation. Ils redeviennent ensuite plus petits et sphériques et passent sous cette forme dans les spores.

La plus grande partie du paraglycogène reste inutilisée et on ne distingue que quelques granules dans le sporozoïte qui vient de se former.



2. *Aggregata eberthi*.

La prédominance des réserves hydrocarbonées signalée dans le cytoplasme d'*Adelina* est encore plus marquée dans l'*Aggregata*.

A) *Gamogonie*. — Le jeune gamonte présente deux groupements de granules de paraglycogène placés, l'un dans la zone antérieure, l'autre dans la zone postérieure du cytoplasme. A mesure que le gamonte grandit, le nombre des granules augmente; la plupart d'entre eux grossissent et ils se répandent peu à peu dans le cytoplasme. Le maximum de taille de ces granules est atteint lorsque le gamonte est lui-même arrivé à sa taille maxima.

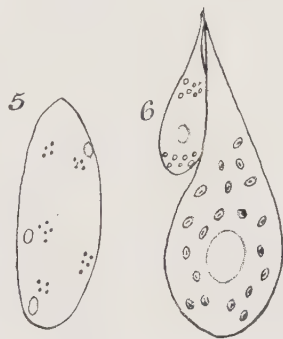


FIG. XI. — Le paraglycogène dans *Adelina dimidiata*. — 1, 2, 3, jeunes schizontes ou gamontes; 4, schizonte; 5, phase de multiplication nucléaire du schizonte; 6, gamontes. 1, 2, 3, $\times 2000$; 4, 5, 6, $\times 1200$.

Microgamétocyte. — Dans le microgamétocyte, les plus grosses sphérules de paraglycogène ne dépassent guère $2\ \mu$. Leur taille commence à diminuer quand le noyau se porte à la périphérie de la cellule.

A la formation des microgamètes, les corpuscules de paraglycogène ont de $0\ \mu, 5$ à $0\ \mu, 7$. Ils se portent au voisinage des proémi-

nences cytoplasmiques qui donneront les futurs microgamètes. Mais, dès que la forme du microgamète se dessine, les corpuscules s'éloignent de lui; ils émigrent alors vers le centre de la zone de découpage et restent dans le reliquat. Une digestion des réserves hydrocarbonées s'effectuant parallèlement à la genèse des microgamètes, il semble bien que ces réserves ne soient pas indifférentes à cette

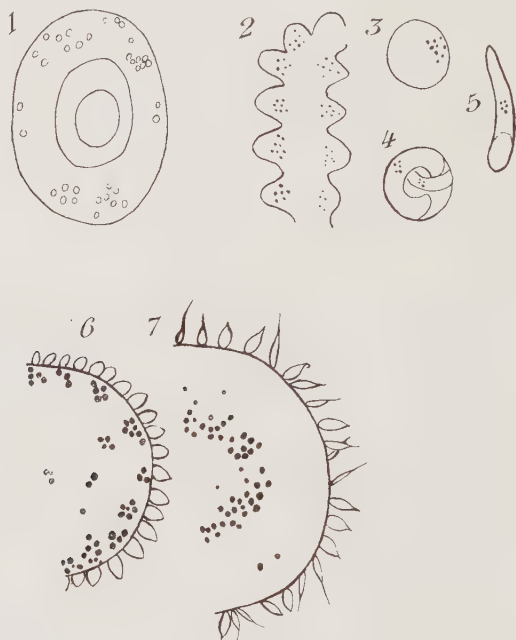


FIG. XII. — Le paraglycogène dans la gamogonie d'*Aggregata eberthi*. — 1, gamonte; 2, découpage du sporoblaste; 3, 4, évolution de la spore; 5, sporozoïte; 6 et 7, évolution du microgamétocyte. $\times 1000$.

genèse, toutefois les microgamètes sont dépourvus de paraglycogène.

Macrogamète. — Dans le macrogamète qui a atteint sa taille maxima, les plus grosses sphérules de paraglycogène ont $4\ \mu$; la réserve hydrocarbonée est plus importante que dans le microgamétocyte, elle envahit tout le cytoplasme.

Une polarisation dans les réserves se manifeste quand le noyau émigre vers la périphérie de la Coccidie. La plupart des corpuscules

de paraglycogène prennent alors une forme ellipsoïdale et s'orientent comme s'ils subissaient une attraction nucléaire. La diminution de taille des corpuscules qui s'est déjà manifestée, continue après la fécondation.

Au moment du découpage des sporoblastes, les granules sont sphériques et ont en moyenne $0\ \mu$, 5. Ils s'orientent alors par groupes de 7 à 9 éléments; chaque groupe se place dans la zone cytoplasmique qui donnera un futur sporoblaste et l'on peut suivre le découpage de ces derniers par la disposition même des groupements de granules.

Ces granules, rassemblés en une seule masse dans la spore qui vient de se former, se disposent bientôt en trois groupes. Lors de la division nucléaire, chacun de ces groupes passe dans un futur sporozoïte. La place du paraglycogène, variable pendant la genèse de ce dernier, est fixe dans un sporozoïte mûr; il y a alors 3 ou 4 granules placés à l'avant du noyau.

B) *Schizogonie*. — La croissance du schizonte s'accompagne, pour le paraglycogène, des mêmes phénomènes de développement et de répartition que ceux décrits dans la croissance du gamonte; toutefois, la masse de paraglycogène atteindra un développement encore plus important que dans le macrogamète. Les granules restent toujours sphériques et conservent leur taille maxima après la migration du noyau vers la périphérie cellulaire; cette taille des sphérules peut atteindre jusqu'à $7\ \mu$.

La digestion des réserves est ici plus tardive que dans le gamonte; commencée dès la division nucléaire, elle se continue pendant le reste de l'évolution.

Au moment de la genèse des schizozoïtes, la plus grande partie du paraglycogène reste dans le reliquat. Chaque schizozoïte reçoit une provision de quelques granules de paraglycogène, granules qui, dans le schizozoïte mûr, occupent une place tout à fait analogue à celle qu'occupent les réserves hydrocarbonées du sporozoïte; ils sont placés, là aussi, en avant du noyau.

IV. — CONCLUSIONS.

L'existence du paraglycogène dans les représentants de deux grandes familles de Coccidies montre que cette substance est une réserve hydrocarbonée commune aux Sporozoaires. S'il existe des différences chimiques entre le paraglycogène des Coccidies et celui des Grégarines, elles n'apparaissent pas par nos moyens de recherches.

Les caractères physiques de cette formation sont les mêmes dans les deux groupes de Sporozoaires. Le hile, dans tous les cas, apparaît au cours de la croissance dès que la taille du corpuscule est suffisante; il a les caractères d'une zone brillante, très réfringente, qui grossit en même temps que le corpuscule dont il reproduit vaguement l'image; sphérique dans les grains de paraglycogène arrondi, il est allongé dans le sens du grand axe dans les corpuscules ovoïdes. Cet aspect général ne traduit probablement qu'une vue superficielle, car dans les corpuscules d'assez grande taille, où l'image du hile est particulièrement visible, il se présente avec des formes irrégulières rappelant l'aspect de certains hiles d'amidon végétal (Molliard, 1921).

Henneguy (1888) a montré sa forme en croix colorable dans la Grégarine *Monocystis agilis*. Les sphérules de la Coccidie *Aggregata eberthi* ont parfois des hiles semblables, en croix colorable également par le violet de gentiane, mais ici le hile n'occupe que la partie centrale et n'atteint pas les bords de la sphérule. Il en résulte que la croix de polarisation qui est analogue à celle de l'amidon végétal, c'est-à-dire qui atteint les bords de la sphérule, ne peut se confondre, ici, avec le hile.

La présence d'une réserve hydrocarbonée, qui a les mêmes caractères chez les Grégarines et chez les Coccidies, est une preuve de plus de la parenté de ces deux groupes. Cette parenté apparaît d'autant plus intime quand on remarque l'importance du rôle du paraglycogène dans le chimisme de la cellule du Sporozoaire. Le rôle du paraglycogène a été mis en évidence dans l'étude de la genèse de l'œuf de *Nina*, mais il est surtout nettement précisé par l'étude des Coccidies. Les diverses phases de l'évolution d'*Aggregata eberthi* et d'*Adelina dimidiata* ont été étudiées au point de vue du para-

glycogène, or, dans les deux cas, seul de toutes les formes de l'évolution, le microgamète s'est montré dépourvu de cette réserve. Il en résulte que le paraglycogène, passant d'une génération à l'autre, est un des éléments cellulaires qui contribuent à maintenir la constance chimique de l'espèce dans les Sporozoaires.

CHAPITRE VII

LES LIPOÏDES ET LES GRAISSES

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Si, dès 1908, **Regaud** pouvait dire qu'il considérait la présence des lipoïdes dans la cellule « non point comme banale mais comme fréquente », les découvertes faites depuis, tant par les méthodes chimiques, que par les recherches des histologistes, ont montré que les lipoïdes devaient être considérés comme un élément essentiel des tissus. D'après les recherches de **Fauré-Fremiet**, **Mayer** et **Schaeffer** (1910), les mitochondries sont un complexe lipoprotéique. Les travaux de **Mayer** et **Schaeffer** établissent la constance lipocytyque des cellules et montrent l'importance du coefficient lipocytyque $\frac{\text{cholestérine}}{\text{acide gras}}$ comme caractéristique d'un organe.

Les méthodes histologiques, sans avoir donné des résultats aussi généraux, ont cependant révélé la présence de lipoïdes figurés ou en solution dans les tissus les plus divers. Des revues générales sur cette question ont été publiées par **Ciaccio** (1912) et par **Mulon** (1914).

Dans les Protozoaires, **Kolsch** a vu des formations myéliniques dans *Balantidium* et *Opalina* (d'après **Ciaccio**, 1912). Les lipoïdes et les graisses existent dans le cytoplasme de divers Sporozoaires. J'ai reconnu l'existence des lipoïdes dans les Coccidies : *Aggregata eberthi* et *Adelina dimidiata*, dans les Grégarines : *Nina gracilis*, *G. polymorpha*, *G. cuneata* et *Stylorhynchus longicollis*.

L'étude chimique un peu détaillée de ces substances a été faite dans une Coccidie (*Aggregata*) et dans une Grégarine (*Nina*) avec

l'espoir d'établir un caractère différentiel entre les réserves de ces deux grands groupes. Les méthodes employées n'ont fait apparaître aucune différence. Les affinités de ces substances pour le Soudan III, le Scharlach R et la chlorophylle sont très nettes.

Parmi les réactions des lipoides, la coloration par le bleu de toluidine (Loisel, 1903), la teinte grise que donne l'acide osmique (Mulon, 1904, Ciaccio, 1910) sont des qualités que possèdent les lipoides des Sporozoaires. Comme les phosphatides, ils se colorent en bleu par le Nilblau et leur insolubilité dans l'acétone les rapproche des lécithines. Les graisses neutres des Sporozoaires se colorent nettement en noir par l'acide osmique, elles ne sont pas insolubilisées par les fixateurs chromiques, elles sont solubles dans les solvants des graisses, en particulier dans l'acétone.

II. LES LIPOÏDES ET LES GRAISSES DES COCCIDIES.

1. *Aggregata eberthi*.

Les jeunes gamontes renferment dans leur cytoplasme quelques granules lipoides, ces granules deviennent plus nombreux pendant la croissance de la Coccidie, certains d'entre eux augmentent de taille et deviennent alors des vésicules. De forme ovoïde ou circulaire, ces vésicules se divisent en deux catégories : les unes constituent une masse homogène, d'autres présentent un croissant périphérique qui a des affinités plus marquées pour les colorants des lipoides. Ce croissant embrasse une vacuole moins colorable.

Les rapports de tailles de ces deux constituants de la vésicule sont variables. On peut trouver diverses formes intermédiaires entre les types extrêmes qui sont : croissant mince accolé à une grosse vacuole, ou croissant très développé en ménisque concave convexe, présentant, dans sa partie concave, une petite vacuole subsphérique.

Ce sont les formes les plus fréquentes, mais il faut ajouter que les vésicules lipoides s'éloignent parfois de la forme ovoïde ou circulaire. Si, dans ces formes irrégulières, une hétérogénéité apparaît dans l'affinité pour les colorants des lipoides, la figure dessinée ne rappelle pas toujours un croissant mais parfois des granules.

L'osmiophilie des vésicules et croissants augmente avec leur taille et parallèlement à la croissance de la Coccidie.

Macrogamète. — Dans le macrogamète ayant achevé sa croissance,

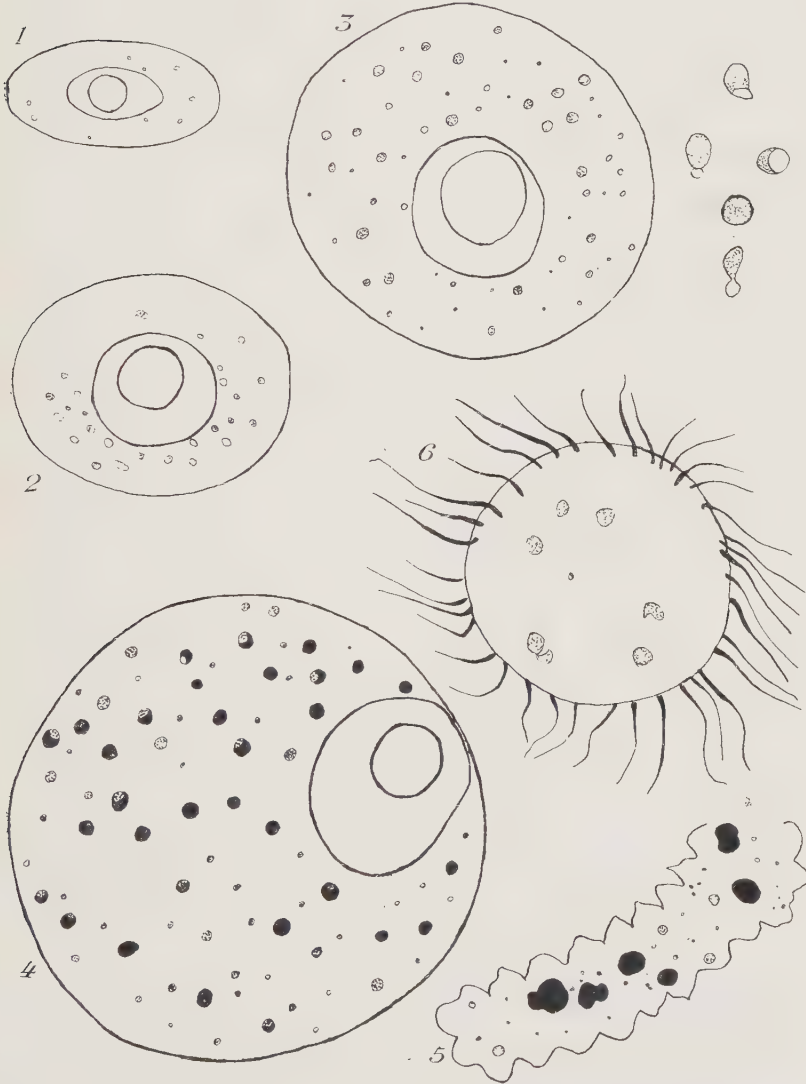


FIG. XIII. — Les lipoides et les graisses dans la gamogonie d'*Aggregata eberthi*. — 1 à 4, évolution du macrogamète; 5, découpage des sporoblastes; 6, microgamétocyte (lipoides en gris, graisse en noir). 1 à 4, $\times 500$; 5, $\times 1000$; les lipoides représentés à côté de 3 sont $\times 2000$; 6, $\times 1000$.

les grandes vésicules lipoïdes ont de 3 à 5 μ , parfois 6 μ ; elles se transforment en graisses neutres. Cette transformation est presque totale au stade de migration du noyau vers la périphérie de la Coccidie.

Les enclaves de graisse se retrouvent dans l'œuf après la fécondation, puis dans la zone cytoplasmique centrale des rubans de découpage, lors de la formation des sporoblastes. Dans les tissus fixés par des mélanges chromiques ne conservant pas les graisses neutres, on trouve, à la place de ces enclaves, des vacuoles vides dont la périphérie a encore une certaine affinité pour le Soudan III. Cette coloration me semble due à la présence d'un reliquat de la masse lipoïde, génératrice de la graisse.

Dans la spore qui évolue, la masse lipoïde se disloque en granules. Ces granules forment ensuite deux ou trois groupements lors de la genèse des sporozoïtes. Pendant cette genèse, quelques granules persistent longtemps dans la partie centrale de la spore; constitueront-ils un reliquat ou seront-ils utilisés ultérieurement par les sporozoïtes? Dans la provision de lipoïdes reçue par le sporozoïte, on ne distingue pas toujours des granules, fréquemment cette provision imprègne le cytoplasme à l'une des extrémités du sporozoïte.

Microgamétocyte. — La masse des lipoïdes du microgamétocyte est un peu inférieure aux réserves en lipoïdes et graisses du macrogamète. La croissance des vésicules est moins rapide, elles atteignent au maximum 3 μ ,5, rarement 4 μ . Leur osmiophilie se développe plus faiblement et leur transformation chimique ne dépasse pas la phase lipoïde. Lors de la genèse des microgamètes, on trouve des vésicules lipoïdes dans le reliquat.

2. *Adelina dimidiata*.

Dans *Adelina dimidiata*, de bonne heure les jeunes schizontes ou gamontes présentent leurs réserves lipoïdes sous la forme de petites vésicules. Les vésicules et quelques granules forment fréquemment deux groupements, l'un à l'avant, l'autre à l'arrière de la région périnucléaire; ce dernier étant le plus important et le plus constant. Cette disposition rappelle les groupements du paraglycogène à

ces stades; mais ici, la localisation est moins marquée; il y a des vésicules lipoïdes dans toutes les parties du cytoplasme, en particulier dans la pointe de la Coccidie.

Dans les schizontes, les vésicules s'accroissent peu; à la maturité vésicules et granules sont répandus dans tout le cytoplasme. Le matériel n'a pas été favorable à l'étude de la schizogonie.

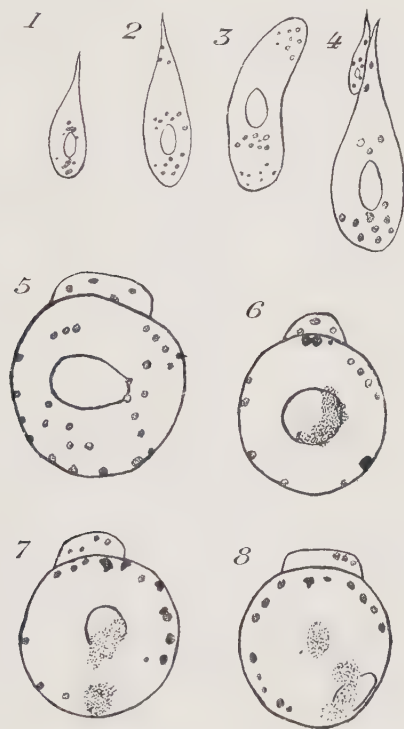


FIG. XIV. — Les lipoïdes et les graisses d'*Adelina dimidiata*. — 1, jeune gamonte ou schizonte; 2, 3, schizontes; 4 à 8, évolution des gamontes (lipoïdes en gris, graisse en noir); 1 $\times$ 2000, 2 à 8 $\times$ 1000.

Macrogamète. — Les vésicules du macrogamète grossissent pendant la croissance de la Coccidie et se répartissent plus régulièrement dans le cytoplasme. Le maximum de développement de la masse de réserve lipoïde est atteint au moment où la Coccidie a son maximum de longueur. A ce stade, ces réserves forment, avec le paraglycogène et les réserves albuminoïdes, une véritable mosaïque. Les trois constituants de cette mosaïque sont des éléments de

tailles comparables et les masses des trois sortes de réserves sont, alors, à peu près équivalentes dans le cytoplasme. Dans la suite de l'évolution, le paraglycogène prendra la prédominance. Son augmentation de masse est, au début, parallèle à une diminution des réserves lipoïdes. Ce phénomène se produit, dès la régression de la pointe de la Coccidie, pendant que le macrogamète s'arrondit.

Au moment de la fécondation, les réserves lipoïdes se divisent en deux parties. La première partie des vésicules se trouve à la périphérie du macrogamète où sont situées également les réserves albuminoïdes. Ces lipoïdes évoluent vers la forme graisse. Dans les stades que j'ai pu suivre, quelques vésicules seulement étaient transformées en graisse, formant soit deux ou trois enclaves, soit une seule enclave, cette dernière alors plus volumineuse. Les enclaves, placées à la périphérie du cytoplasme, sont le plus souvent au voisinage de la zone qui est en contact avec le microgamétocyte. L'évolution vers la forme graisse est donc ici plus tardive et moins importante que dans *Aggregata*.

La deuxième partie des réserves lipoïdes vient se condenser en une seule masse, placée sur le noyau, et tout à fait semblable à l'image donnée par l'appareil de Golgi à ce stade. Dans la suite de l'évolution, la masse lipoïde donne des figures superposables à celles, cependant si particulières, que donne l'appareil de Golgi dans ses migrations parallèles aux migrations nucléaires. A ce stade de l'évolution, qui précède la formation d'éléments reproducteurs, l'appareil de Golgi se confond morphologiquement avec une partie des réserves lipoïdes.

Microgamétocyte. — Dans le microgamétocyte, les vésicules s'accroissent peu et conservent leur caractère lipoïde jusqu'à la fin de l'évolution.

III. — LES LIPOÏDES ET LES GRAISSES DES GRÉGARINES.

1. *Nina gracilis*.

Sporozoïte. — Le sporozoïte fixé à l'épithélium intestinal renferme des granules lipoïdes dans son cytoplasme, à quelques μ de son extrémité antérieure.

Céphalin. — A. *Protomérite.* — Le protomérite présente deux groupes d'éléments lipoides : 1° le groupement antérieur, formé de fines granulations, disposées parallèlement à la ligne de contact du protomérite avec l'intestin et à quelques μ de cette ligne; 2° le groupement postérieur, moins important, formé de granules un peu gros,

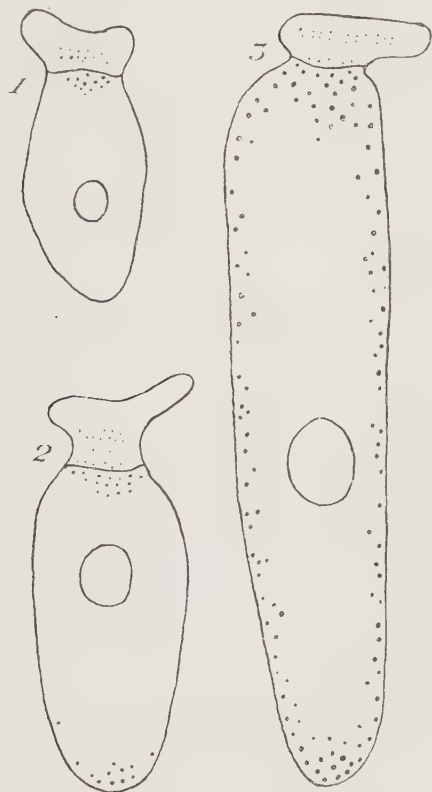


FIG. XV. — Les lipoides aux diverses phases de la croissance du céphalin de *Nina gracilis*; 1, 2, 3, $\times 500$.

disposés le long de la ligne de séparation des deux segments de la Grégarine. On trouve des granules intermédiaires, comme tailles et positions, entre les deux groupements. Dans les formes où le protomérite n'est pas largement étalé, si ces granules intermédiaires sont abondants, la distinction entre les groupements antérieur et postérieur du protomérite est rendue difficile.

B. *Deutomérite*. — Dans les céphalins jeunes, les granules lipoides forment un groupement localisé à la partie antérieure du deutomérite. Ces granules se trouvent ainsi au voisinage de ceux du groupement postérieur protoméritique dont ils ne se différencient que par

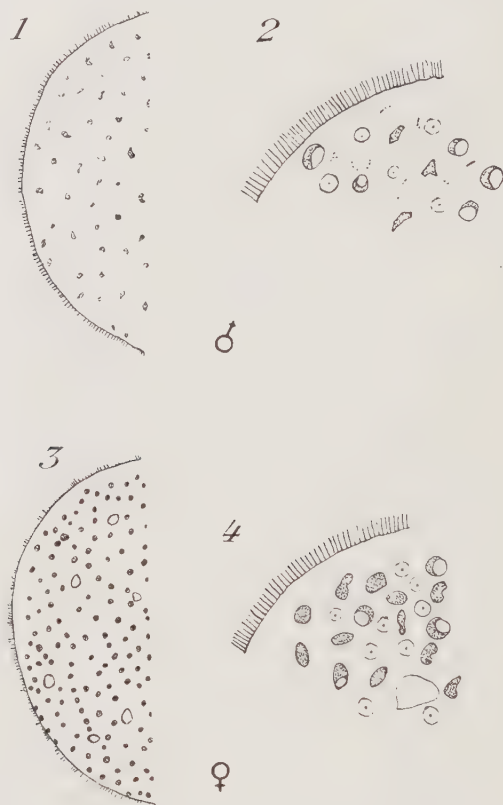


FIG. XVI. — Les lipoides dans deux sporadins de *Nina gracilis* ♂ et ♀ rapprochés pour l'accouplement. — 1 et 3, 4, moitiés des sections transversales du ♂ et de la ♀ $\times 500$; 2, 4, portions des cytoplasmes de 1 et 3 $\times 2000$ (masses vitelloïdes de la ♀ représentées par leurs contours)

leur taille, qui est légèrement plus grande. Cette différence de taille s'accroîtra un peu au cours de l'évolution.

Pendant la croissance, de nouveaux granules apparaissent; tout d'abord, à la région postérieure de la Grégarine, plus tard, vers la périphérie du deutomérite. Ils grossissent parallèlement à l'aug-

mentation de taille du céphalin et leur transformation en vésicules commence à se réaliser dans le céphalin de grande taille. En même temps, vésicules et granules se répandent graduellement dans tout le cytoplasme du deutomérite.

Sporadin. — Cet accroissement de taille et cet essaimage des vésicules s'accroissent dans la phase sporadin où, bientôt, la répartition des éléments lipoides devient à peu près uniforme. L'avance prise par les régions postérieure et périphérique du deutomérite se manifeste cependant par l'existence de vésicules plus nombreuses et plus osmiophiles dans ces deux régions.

Les vésicules lipoides de *Nina* ont des formes semblables à celles décrites dans *Aggregata*, toutefois elles sont plus petites, leur taille moyenne est 2μ . A côté des formes ovoïdes ou circulaires qui sont les plus communes, on rencontre, et cela plus fréquemment que dans *Aggregata*, des corps lipoides en forme de vésicules étranglées, éveillant l'idée d'une possibilité de division des vésicules. On trouve aussi parfois quelques formes lipoides irrégulières, ces dernières sont peut-être les signes de la participation des lipoides au métabolisme cellulaire. L'osmiophilie des vésicules s'accroît avec leur taille.

La sexualisation du cytoplasme est nette dans les sporadins. Ceux qui, par leurs réserves vitelloïdes, se caractérisent comme ♀ ont une masse lipode plus abondante; les vésicules sont plus grosses et plus osmiophiles.

Enkystement. — Lors de l'enkystement, la différence entre les deux conjoints est encore plus accentuée; une partie des vésicules lipoides ♀ s'est transformée en graisse; l'osmiophilie des vésicules ♂ a peu augmenté. Plus tard, au stade II (stade défini par **Léger et Duboscq**, 1909), la forme en croissant domine dans les deux Grégarines; la taille maxima des vésicules est 3 à 4μ pour la femelle; 2μ , 5 à 3μ pour le mâle. Les enclaves de graisse sont encore localisées à la périphérie du cytoplasme ♀, leur forme est irrégulière, mais montre nettement qu'elles sont le résultat de la coalescence de plusieurs vésicules. La suite de l'évolution de ces graisses est complexe. Chez le mâle, au contraire, les vésicules lipoides conservent leurs caractères; on les retrouve, au moment de la genèse des

microgamètes, semblables à ce qu'elles étaient au stade II. Comme pour l'*Aggregata*, la phase lipoïde n'est pas dépassée dans le mâle.

2. *Gregarina polymorpha*.

Les sporozoïtes de *G. polymorpha*, fixés à l'épithélium intestinal et les formes intra-épithéliales renferment des granules lipoïdes.

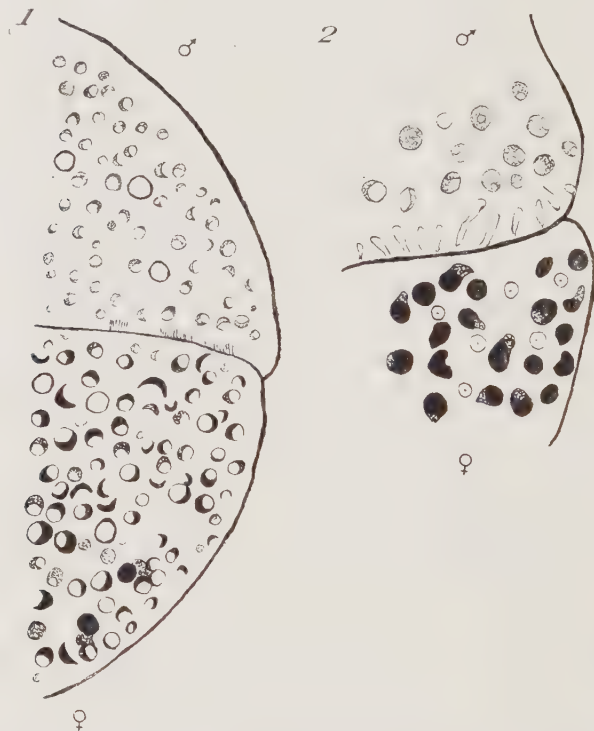


FIG. XVII. — Les lipoïdes et les graisses dans les kystes de *Nina gracilis*. — 1, kyste au stade II; 2, kyste au stade IV; les lipoïdes sont en gris, les graisses en noir (les lamelles mucoïdes du ♂ quoique teintées en gris sur le dessin n'ont pas les réactions des lipoïdes); 1 $\times$ 500, 2 $\times$ 1000. Les noyaux ont été représentés par leurs contours.

Dans certaines formes intra-épithéliales, les granules ne sont pas très distincts, le cytoplasme est alors imprégné de lipoïdes. Dans toutes ces formes, la réserve lipoïde a plus d'importance que dans les sporadins où se trouvent seulement quelques granules ou petites vésicules dans tout le cytoplasme.

Dans les associations, le primite renferme plus de lipoides que le satellite. Au stade de l'enkystement, la différence entre les con-joints est encore plus accusée; la Grégarine femelle a des vésicules lipoides plus nombreuses et plus osmiophiles. Ces différences sont semblables à celles décrites dans *Nina*.

3. *Gregarina cuneata*.

Les formes intra-épithéliales de *G. cuneata* renferment une provi-sion de lipoides; les granules n'y sont pas toujours distincts. A la



FIG. XVIII. — Les lipoides à diverses phases de l'évolution de *Gregarina poly-morpha* : 1, 2, 3, 4. Les lipoides de *Gregarina cuneata* : 5, 6. (1 et 2 $\times 1000$ 3 à 6 $\times 500$).

phase sporadin on trouve quelques vésicules dans le protomérite et dans le deutomérite de la Grégarine.

4. *Stylorynchus longicollis*.

Le protomérite du sporadin de *Stylorynchus* a de fines granulations lipoides répandues dans le cytoplasme. Le groupe postérieur proto-méritique qui borde la ligne de séparation des deux segments de la Grégarine a des granules légèrement plus gros.

Dans le deutomérite, les éléments lipoïdes, granules et vésicules, sont plus développés que dans le protomérite. Ils envahissent tout le cytoplasme mais ils sont plus nombreux dans la zone périphérique. La distribution des éléments lipoïdes rappelle donc ici celle des jeunes sporadins de *Nina*.

IV. — CONCLUSIONS.

Il résulte de ces descriptions qu'aucune différence importante n'a été notée dans les lipoïdes entre les Coccidies et les Grégarines. Les caractères chimiques, morphologiques et l'évolution de ces substances sont semblables dans les deux groupes.

Étant donné la variété des types étudiés, il est légitime de généraliser les résultats obtenus et on peut considérer les lipoïdes comme constituant un élément fondamental du cytoplasme des Sporozoaires.

En indiquant qu'on pouvait rapprocher ces lipoïdes des lécithines, j'ai montré que, par leurs caractères chimiques, ils ressemblent aux lipoïdes des cellules des Métazoaires. Les différences qui peuvent exister à ce point de vue échappent à nos moyens actuels de recherches.

Au point de vue morphologique, l'analogie est aussi grande. Les lipoïdes des cellules de l'épithélium intestinal de Scolopendre dont la production est provoquée par le parasitisme (**Joyet-Lavergne**, 1925) ont les mêmes formes, les mêmes caractères et la même évolution que ceux des Sporozoaires. Les dessins donnés par **Ciaccio** (1910) pour l'œuf de Chatte (fig. 13 et fig. 14) et les figures de **Noël** (1923), montrant la genèse de la graisse dans la cellule hépatique (Pl. III, fig. 6 et 7), ressemblent d'une façon frappante aux images des vésicules lipoïdes des Sporozoaires.

Un caractère général s'est manifesté dans l'évolution de ces lipoïdes, c'est la tendance à une osmiophilie de plus en plus marquée au cours du développement. Une remarque analogue est faite par **Athias** (1920) sur les lipoïdes des cellules interstitielles; dans les cellules âgées, les lipoïdes se montrent plus osmiophiles que dans les cellules jeunes.

Ainsi, tant au point de vue de l'évolution qu'aux points de vue

chimiques ou morphologiques, on retrouve dans certaines cellules des Métazoaires des faits analogues à ceux décrits pour les lipoides des Sporozoaires. Ces formations sont donc semblables aux lipoides des tissus.

Dans une note récente, **Grigaut et Yovanovitch** (1925) croient pouvoir tirer, des recherches faites par les méthodes chimiques sur la répartition des lipoides et des graisses dans les tissus, la conclusion suivante : « La genèse des matières grasses et lipoides apparaît ainsi comme une fonction générale de la cellule vivante ». La portée de cette conclusion se trouve élargie par les résultats exposés ci-dessus, puisque ces résultats font rentrer des êtres monocellulaires dans la loi générale.

CHAPITRE VIII

LES RÉSERVES ALBUMINOÏDES

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Au point de vue microchimique, des diverses méthodes employées pour déterminer les réserves albuminoïdes, le réactif de Millon a donné les meilleurs résultats. Les réserves albuminoïdes des Sporozoaires contiennent une assez grande teneur de phosphore, décelable histologiquement, pour qu'on puisse les mettre en évidence par le réactifs de Mac Callum ou par le molybdate d'étain; c'est pour marquer ce caractère que je les ai appelées : « Réserves albuminoïdes phosphorées ».

Après les fixateurs mitochondriaux, la coloration Bensley-Cowdry teinte le chondriome en violet tandis que les albuminoïdes prennent la fuchsine. Avec la méthode à l'hématoxyline ferrique, les albuminoïdes manifestent une certaine sidérophilie; mais, quand on fait suivre cette coloration de l'action du mélange de Prenant, on constate que le chondriome a plus d'affinités pour le fer que les réserves albuminoïdes; ces dernières se colorent alors par l'éosine. Dans la double coloration safranine et violet de gentiane, le chondriome retient ce dernier colorant, tandis que les albuminoïdes sont teintées par la safranine.

II. — LES RÉSERVES ALBUMINOÏDES DES COCCIDIES.

1. *Adelina dimidiata*.

Des divers Sporozoaires étudiés, c'est dans la Coccidie *Adelina* que les réserves albuminoïdes ont la plus grande importance. Leur apparition est plus tardive que celle des autres réserves, paraglycogène et lipoïdes, mais il est difficile de dire si, parmi les granules des formes jeunes qui ont la taille et les réactions des mitochondries, certains ne représentent pas des réserves albuminoïdes.

Le schizonte développé a quelques granules albuminoïdes qui n'atteignent jamais un grand développement; ils sont digérés au moment de la formation des mérozoïtes.

Ce sont des granules de taille analogue que l'on distingue dans le microgamétocyte quand il a achevé sa croissance. Ces réserves diminuent de taille au moment de la maturité et, lors de la formation des microgamètes, on ne peut plus les distinguer des mitochondries.

Dans le macrogamète, les corpuscules albuminoïdes se développent davantage, ils augmentent de taille parallèlement à la croissance de la Coccidie. De forme ovoïde ou circulaire, chacun est accolé à une formation mitochondriale, espèce de calotte qui croît avec la réserve qu'elle recouvre partiellement. L'importance maxima de ces réserves est atteinte au moment où le macrogamète est arrivé à son maximum de taille. La masse des réserves albuminoïdes est alors analogue à la masse de chacune des deux autres réserves du cytoplasme. La digestion des réserves albuminoïdes commence plus tardivement que celle des lipoïdes mais elles diminuent d'importance pendant la maturation du macrogamète.

Au moment de la fécondation, les corpuscules albuminoïdes ont une forme circulaire et sont localisées à la périphérie du cytoplasme, à côté des lipoïdes. La nature chimique de la plupart de ces corpuscules s'est modifiée; leur affinité pour la fuchsine a diminué, tandis qu'ils manifestent une certaine affinité pour l'acide osmique. A ce stade, les relations des lipoïdes et des albuminoïdes ne sont donc pas uniquement des relations de voisinage; les albuminoïdes, ainsi modifiés par leur combinaison avec une partie des réserves lipoïdes, doivent être rangés dans la catégorie des réserves vitelloïdes.

2. *Aggregata eberthi*.

A aucune des phases de l'évolution, la masse des réserves albuminoïdes n'atteint l'importance de l'une des deux autres réserves. Les corpuscules albuminoïdes ont fréquemment la forme ovoïde; leur taille un peu plus faible dans le microgamétocyte atteint jusqu'à $1\ \mu$ 5, ils peuvent arriver à $2\ \mu$ dans le macrogamète. Parfois, la forme des réserves est irrégulière; si ces masses irrégulières ont une assez grande taille, on reconnaît facilement qu'elles sont formées par un groupement de corpuscules, chaque corpuscule est recouvert, partiellement, par une calotte mitochondriale, mais cette calotte n'est pas toujours un chondrioconte comme chez *Adelina*. Elle peut être ici constituée par un chondriomite. Ces réserves, qui se trouvent dans les phases jeunes, augmentent de taille parallèlement à la croissance de la Coccidie; elles ont les mêmes caractères dans le schizonte et le gamonte.

L'origine nucléaire de ces formations apparaît par l'examen du noyau. Dès que la Coccidie, gamonte ou schizonte, atteint sa taille moyenne, mais plus nettement encore quand elle est proche de sa taille maxima, de petites sphérules d'oxychromatine se détachent de la périphérie du nucléole, chacune est pourvue d'une petite bordure de basichromatine en forme de calotte. Ces sphérules sont parfois alignées en traînées dans la zone périnucléolaire du noyau. Or, avec des fixateurs mitochondriaux et des colorants variés, ces sphérules ont les mêmes réactions que les réserves albuminoïdes du cytoplasme; leur calotte de basichromatine ayant les réactions du chondriome. Ce sont ces masses qui, émises dans le cytoplasme, constituent les réserves albuminoïdes. Leur répartition est à peu près régulière; elles sont, toutefois, en plus grande abondance dans la zone périnucléaire et à la périphérie de la Coccidie.

Comment s'effectue dans le noyau la genèse de ces formations? Les émissions nucléolaires dont l'importance chez *Aggregata* a été mise en évidence par les travaux de **Léger et Duboscq** (1908), participent probablement à cette genèse, constituant la masse albuminoïde proprement dite. Cette masse se chargerait d'un chondriome dans la région périnucléolaire.

III. — LES RÉSERVES ALBUMINOÏDES DES GRÉGARINES.

Au point de vue des réserves albuminoïdes, les Grégaires se rapprochent beaucoup des Aggrégatidés. Là aussi, la masse albuminoïde constitue une réserve peu abondante dans le cytoplasme. Les corpuscules albuminoïdes ont fréquemment la forme ovoïde, leur taille atteint rarement celle des sphérules de paraglycogène de la Grégairine, chacun est pourvu d'une calotte mitochondriale. Parfois, ils sont associés, soit en file comme une série de granules bordant le même chondrioconte, soit en un groupement irrégulier.

Toutes ces dispositions, qui rappellent ce qui a été vu pour *Aggregata*, se retrouvent dans les cinq Grégaires étudiées.

L'origine nucléaire de ces réserves albuminoïdes est très nette dans *Stylorhynchus longicollis*. Pendant la croissance du sporadin, le noyau présente dans la zone périnucléolaire de petites masses d'oxychromatine à bordure basichromatique, ces petites masses sont tout à fait semblables aux réserves albuminoïdes et présentent les mêmes réactions; ce sont elles qui par leur migration dans le cytoplasme constituent les réserves albuminoïdes de la Grégairine.

La participation du nucléole aux émissions nucléaires se manifeste par son aspect vacuolaire. A certaines phases de son évolution, le noyau de *Stylorhynchus* présente plusieurs nucléoles, ces nucléoles sont parsemés de petites vacuoles. Les émissions du nucléole, fréquemment signalées dans les Sporozoaires, en particulier par **Berndt** (1902), **Léger et Duboscq** (1904, 1908), **Kuschakewitsch** (1907), **Hesse** (1909), ont été vues dans les cellules de Métazoaires. **Schreiner** (1915, 1916) a fait des recherches à ce sujet dans les tissus de la Myxine.

Dans les Grégaires, les phénomènes d'émission nucléaire peuvent d'ailleurs s'accomplir à des phases où le nucléole n'apparaît pas dans la constitution du noyau. Dans les céphalins mûrs de *Nina gracilis*, le noyau présente souvent sa partie basichromatique condensée en un filament chromatique; c'est alors dans la zone voisine, dépourvue de chromatine, que l'on trouve les vacuoles, souvenir des émissions nucléaires.

Il est possible que ces émissions nucléaires de corpuscules qui for-

meront les réserves albuminoïdes contribuent à réaliser la constance du rapport nucléoplasmatique, mais on doit noter que la sortie de la chromatine du noyau se manifeste aussi sous d'autres aspects. Dans *Aggregata eberthi* aux phases de croissance on trouve parfois une masse de chromatine sans forme définie qui est émise par le noyau. Faut-il voir là l'origine d'une espèce de cytochromatine analogue à celle que signale **Bataillon** (1904) dans les œufs de divers Vertébrés?

IV. — LES RÉSERVES ALBUMINOÏDES ET LES CHROMIDIES.

La notion des chromidies, apportée par **Hertwig** (1902) s'applique tout d'abord à des formations d'origine nucléaire qui, répandues dans le cytoplasme, sont susceptibles de participer à la genèse de nouveau noyaux. D'autres publications de **Hertwig** (1903), les travaux de **Goldschmidt** (1904, 1905), l'hypothèse émise par cet auteur sur la dualité de constitution du noyau, ont contribué à donner au mot « chromidie » un sens plus général que le sens originel. **Mesnil** (1905) distingue les trophochromidies (à fonction végétative) des idiochromidies. **Schaudinn** (1905) établit une distinction analogue. On peut donc ranger comme chromidie toute formation cytoplasmique d'origine nucléaire, sans rien préjuger sur le rôle physiologique de cette formation.

Quelques auteurs appellent chromidies : toute formation cytoplasmique donnant avec l'hématoxyline au fer des réactions semblables à celles du noyau. **Dobell** (1909) indique dans la revue qu'il a publiée sur la question, un certain nombre d'exemples de chromidies ainsi définies par les auteurs. Or, la sidérophilie est une réaction très générale et, en se basant sur ce seul critérium, on risque de classer sous la même dénomination des formations très différentes.

Pour conserver au mot chromidie un sens précis, il faut pouvoir définir les formations cytoplasmiques que l'on veut ainsi appeler : 1° par un ensemble de caractères chimiques qui les rapproche nettement de la chromatine; 2° par des caractères morphologiques indiquant que le noyau est le siège d'émissions nucléaires qui peuvent logiquement être considérées comme l'origine des chromidies.

L'affinité pour le carmin, constitue une réaction beaucoup plus

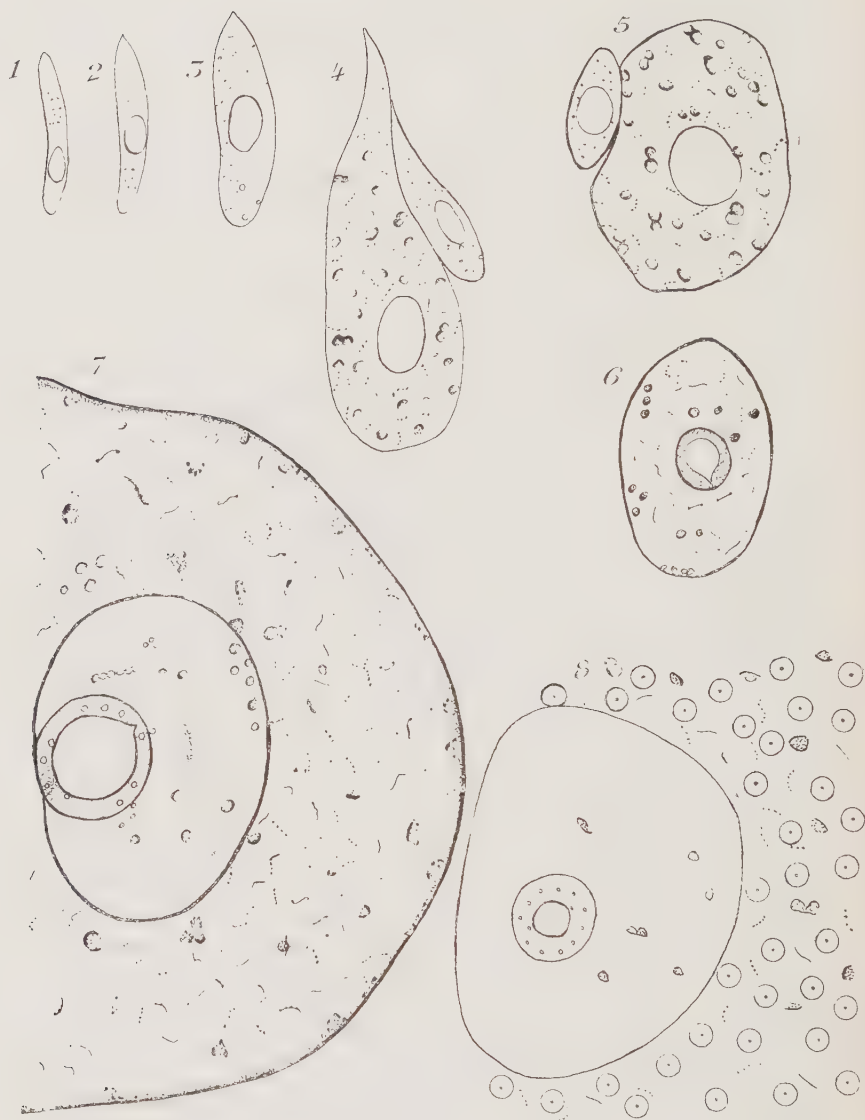


FIG. XIX. — Les réserves albuminoïdes et le chondriome. — 1 à 5, *Adelina dimidiata*; 1, 2, jeunes schizontes et gamontes; 3, schizontes; 4 et 5, gamontes; 6 et 7, gamontes d'*Aggregata eberthi*; 8, *Stylorynchus longicollis*, portion de cytoplasme au voisinage du noyau (albuminoïdes, chondriome, paraglycogène); 1, 2, $\times 2000$; 3, 4, 5, 6, 7, $\times 1200$; 8, $\times 1500$.

élective que les affinités sidérophiles; appliquée aux Sporozoaires elle a montré dans les phases jeunes des Coccidies des granulations de la grosseur des mitochondries mais limitées à la zone périnucléaire. Ces granulations représentent les chromidies des stades jeunes. Pour les stades âgés, je n'ai pu trouver un fixateur, qui conservant bien la structure cytoplasmique, puisse s'associer à la coloration par le carmin. Mais l'ensemble des réactions chimiques, indiquées plus haut, qui sont communes aux réserves albuminoïdes et à la chromatine, est suffisant pour que la qualité chimique demandée aux formations chromidiales se trouve réalisée dans les réserves albuminoïdes des Sporozoaires.

Le caractère morphologique, montrant la sortie des substances nucléaires a été constaté pour l'*Aggregata* et quelques Grégarines; dans ces groupes, on peut dire que les réserves albuminoïdes sont de véritables chromidies. L'étude de l'*Adelina dimidiata* n'ayant pas encore montré d'émission nucléaire pouvant être considérée comme l'origine des réserves albuminoïdes, il convient malgré les caractères chimiques de ces réserves, de savoir si cette émission nucléaire existe, avant de ranger dans les chromidies les réserves albuminoïdes de cette Coccidie.

CHAPITRE IX

INTERPRÉTATION DES FORMATIONS DÉCRITES PAR LES AUTEURS DANS LE CYTOPLASME DES SPOROZOAIRES

I. — ÉLÉMENTS QUI SE RAPPROCHENT DES RÉSERVES ALBUMINOÏDES.

Contrairement à ce qui a été vu pour le paraglycogène, les réserves albuminoïdes ont des affinités pour les colorants nucléaires et plasmatiques; d'autre part, les fixateurs utilisés ordinairement pour l'étude du noyau les conservent parfois. Il en résulte que ces formations ont été fréquemment conservées dans les méthodes de recherches des auteurs qui ont étudié les Sporozoaires. Certains éléments cytoplasmiques, décrits sous des appellations variées, correspondent aux réserves albuminoïdes.

Schellack (1913) a décrit dans *Adelina dimidiata* des « Reservstoffkugeln » (fig. 3 du texte) qui correspondent aux réserves albuminoïdes de la Coccidie. Il en est de même des corps chromatoïdes décrits par **Léger et Duboscq** (1903) dans la variété *A. dimidiata. coccidioïdes*. Les corps chromatoïdes de *Stylorynchus longicollis* (**Léger**, 1904) font également partie des réserves albuminoïdes de cette Grégarine.

Pour les espèces de Sporozoaires que je n'ai pas étudiées, je ne puis être aussi affirmatif et seule une recherche par des méthodes permettant de caractériser les albuminoïdes pourrait donner une certitude. Toutefois, il est logique de rapprocher des réserves albuminoïdes les formations ci-dessous dont il a été question dans la partie historique de ce travail; pour les Grégarines : inclusions de **Schneider**, corps chromatoïdes de **Léger**, granules chromatoïdes de **Cecconi**, chromidies de **Léger et Duboscq** et de **Drzewiecki**; pour les Coccidies : granules chromatoïdes de **Thélohan**, **Siedlecki**, granules à affinités pour l'hématoxyline de **Schaudinn**, chromidies de **Dobell**.

Volontiers, je rapprocherais les « boules de réserves » colorables au rouge Bordeaux, que **Schellack et Reichenow** décrivent dans *Barrouxia schneideri* (fig. 39), des réserves albuminoïdes de cette Coccidie.

Dans les diverses publications auxquelles je viens de faire allusion, la préoccupation dominante des auteurs n'est pas la recherche de la constitution du cytoplasme. Il n'en est pas de même pour le travail de **Comes** (1907). Cet auteur a étudié les chromidies de deux Grégarines, *Stenophora iuli* et *Stylorynchus longicollis*, en utilisant des méthodes électives : 1° coloration par la safranine ; 2° mise en évidence des corps phosphorés. Pour **Comes**, les corpuscules chromidiaux sont d'origine cytoplasmique; ils sont moins abondants quand les conditions de nutrition sont défavorables; or **Léger**, qui a étudié *Stylorynchus longicollis* (1904), a remarqué au contraire que, en faisant jeûner les Olocrates, les corps chromatoïdes des Grégarines sont plus abondants. Comment peut-on expliquer ces résultats contradictoires?

Si **Comes** a mis en évidence le chromidium des Grégarines, par des méthodes électives, marquant ainsi un progrès réel sur les au-

teurs qui l'ont précédé, il a englobé dans sa description des formations tout à fait différentes des chromidies. « Färbt man mit Saffranin, so zeigt jedes Chromidialkörnchen einen sehr stark gefärbten centralen Punkt, eingebettet in einen peripherischen, sehr blassen Teil (fig. 19) ». On reconnaît à cette description les caractères d'un corpuscule de paraglycogène et l'examen de la figure 19 ne laisse aucun doute à ce sujet. Le granule central basophile, si nettement coloré, que **Comes** compare plus loin à un bioblaste, est en réalité le hile du corpuscule de paraglycogène. Les granules albuminoïdes de *Stylorynchus longicollis* se colorent d'une façon homogène par la safranine et, seules, les formations analogues aux dessins représentés (figure 20, Taf. 20), correspondent aux chromidies.

II. — LA VOLUTINE.

Guilliermond (1901) a décrit, dans les Algues et les Champignons, des corpuscules métachromatiques qui, retrouvés par **Grimme** (1902) dans *Spirillum volutans*, ont été dénommés volutine par **Meyer**. Le lecteur trouvera des renseignements complets sur ces questions dans la publication de **Guilliermond** (1910). La volutine, caractérisée par sa métachromasie, présente un ensemble de qualités chimiques (réactions au bleu de méthylène) précisées par **Meyer** (1904). Quelle est la nature de cette substance? **Meyer** la considère comme un dérivé de l'acide nucléique; des recherches de **Van Herweden** (1917) ont confirmé cette interprétation. D'autre part, **Swellengrebel** (1908) montre que la volutine des Trypanosomes est d'origine nucléaire, et **Reichenow** (1909), après avoir étudié la volutine des Protozoaires, remarque que les chromidies pourraient fort bien constituer une simple catégorie de volutine. Le même auteur, dans l'étude de *Karyolysus lacertæ* (1913), donne une interprétation du rôle de cette substance dans la cellule des Coccidies (p. 333). Il pense que la formation de volutine qui se manifeste dans le microgamétocyte, après la genèse des microgamètes, est la preuve que cette substance constitue une réserve nucléaire « Kern-Reservestoff ». L'idée de **Reichenow**, en accord avec les observations des auteurs cités plus haut, au sujet de la nature de la volutine,

représente l'opinion la plus autorisée que nous puissions avoir sur l'interprétation des corps métachromatiques des Sporozoaires. Il devient dès lors très difficile de distinguer la volutine des chromidies. Je n'ai pu obtenir la coexistence des deux formations dans la même cellule. D'autre part, les fixateurs qui permettent de mettre en évidence la volutine chez les Sporozoaires (Coccidies) que j'ai étudiés, n'assurent pas une conservation suffisante des autres constituants cytoplasmiques. Il n'est donc pas possible de dire si cette formation est un élément distinct de ceux qui ont été décrits ou si, au contraire, elle réalise simplement un aspect particulier de l'un des constituants du cytoplasme, par exemple, des chromidies.

III. — LES GRANULES PLASTIQUES, LA COCCIDINE, ETC.

En ce qui concerne les granules plastiques, les globules réfringents, la coccidine, ce sont là des aspects particuliers des constituants cytoplasmiques pour lesquels j'ai dû renoncer à donner des renseignements plus précis que ceux fournis par les auteurs. En réalité, les procédés de recherches, qui ont permis la description de ces diverses substances, modifient trop profondément le cytoplasme, pour qu'il soit possible d'établir l'homologie des formations qui restent dans la cellule, après une telle perturbation, avec les divers éléments du cytoplasme décrits dans ce travail. Il semble d'ailleurs que, sous la même appellation, les auteurs aient parfois rangé des éléments fort différents.

IV. — L'ALVÉOLINE.

L'aspect alvéolaire du cytoplasme, si fréquent chez les Sporozoaires, est-il la conséquence de l'existence d'une substance spéciale, l'alvéoline de **Frenzel** (1892), et quelle est la nature de cette substance?

Dans les phases jeunes, l'aspect du cytoplasme est granuleux; les alvéoles se dessinent à mesure que se développent les réserves, au cours de la croissance du Sporozoaire. La taille des alvéoles est en relation avec la grosseur des éléments de réserve. Fréquem-

ment, dans une espèce, ces éléments sont de plus grande taille chez la femelle, les alvéoles du type de ce sexe sont alors plus grandes que les alvéoles du cytoplasme mâle. Lorsque les corpuscules de réserve assez nombreux dans le cytoplasme, se trouvent rapprochés les uns des autres, par suite de leur croissance, l'ensemble des pressions qu'ils exercent sur la substance fluide où ils se trouvent plongés dispose cette masse fluide suivant des courbes, tangentes aux corpuscules, et la structure alvéolaire se trouve dessinée. Cette structure nous apparaît donc comme liée mécaniquement au nombre et à la croissance des corpuscules de réserve.

Les réactions microchimiques montrent que la trame alvéolaire est une substance albuminoïde; cette substance donne, en outre, avec les réactifs décelant le phosphore, des réactions voisines de celles des réserves albuminoïdes. L'étude histologique permet d'arriver à une plus grande précision; elle montre que la trame des alvéoles est constituée par une substance albuminoïde fondamentale ayant des affinités pour les colorants plasmatiques. Sur elle, se trouvent disposés les éléments du chondriome. Par la méthode de Kull, le chondriome apparaît en rouge vif sur des traînées cytoplasmiques violettes.

L'alvéoline de Frenzel est donc le résultat de la coagulation par les réactifs de deux substances distinctes : 1^o le chondriome, 2^o une substance albuminoïde. Cette substance albuminoïde constitue aussi la bande cytoplasmique antérieure du protomérite des céphalins de *Nina gracilis*, c'est elle qui forme également la lentille protoméritique des sporadins de Grégarines.

Il convient donc d'ajouter, aux cinq éléments distingués dans le cytoplasme d'un Sporozoaire (chondriome, appareil de Golgi, paraglycogène, lipoides et graisses, réserves albuminoïdes) une sixième substance. Cette substance, voisine des réserves albuminoïdes par ses caractères chimiques, s'en distingue par ses caractères morphologiques. Tandis que les réserves albuminoïdes se présentent comme des corpuscules à forme bien délimitée en relation intime avec les mitochondries; cette substance, sans forme définie, est comme un fluide répandu dans tout le cytoplasme. Elle constitue dans la partie antérieure du protomérite des Grégarines jeunes, une masse assez importante où ne se distingue aucun élément figuré,

réalisant ainsi un contraste frappant avec la structure hétérogène du reste du cytoplasme. Cette masse antérieure protoméritique sera résorbée en même temps que le protomérite.

Cet [ensemble, masse transitoire protoméritique et substance albuminoïde sans forme définie, répandue dans la cellule, espèce de substratum dans lequel s'édifient et se développent les divers autres éléments du cytoplasme, constitue une sorte de protoplasme fondamental, le hyaloplasme. Toutefois ici, le hyaloplasme ne comprend pas les éléments du chondriome. Cette précision sur le sens de ce terme me permet d'abandonner le mot paléoplasme que j'avais proposé tout d'abord (1925 *e*).

On sait que l'aspect alvéolaire, qui a servi de base à la théorie alvéolaire de **Bütschli**, n'est pas particulier aux Sporozoaires. Fréquemment réalisé dans les cellules les plus diverses, cet aspect est particulièrement net dans les cellules riches en réserves nutritives figurées. **Wilson** (1899) montre la fréquence de la structure alvéolaire dans les œufs d'Échinodermes, de Mollusques et d'Annélides. Cette structure est réalisée dans les œufs des Vertébrés inférieurs (**Bataillon**, 1904). M^{lle} **Loyez** (1905) la retrouve dans les œufs à vitellus abondants. **Van Durme** (1910) décrivant cette structure dans les œufs d'Oiseaux, pense que « des mitochondries sont répandues probablement le long de cette charpente protoplasmique » (p. 125). Une précision plus grande est apportée par **Athias** (1920) qui, traitant les cellules de l'ovaire de *Rhinolophus euryale* par la méthode de Benda, montre un cytoplasme à structure alvéolaire nette avec un abondant chondriome dans la trame des alvéoles. La disposition de ce cytoplasme est tout à fait semblable à celle du cytoplasme des Sporozoaires. L'interprétation donnée plus haut pour la structure alvéolaire des Sporozoaires, pourrait donc avoir une portée plus générale; elle s'appliquerait, peut-être, à d'autres types cellulaires réalisant cette structure.

CHAPITRE X

LA CONSTITUTION DU CYTOPLASME D'UN SPOROZOIRE

Le cytoplasme d'un Sporozoaire contient six éléments distincts :

1° Le hyaloplasme ou protoplasme fondamental; 2° le chondriome; 3° les éléments de Golgi; 4° le paraglycogène; 5° les lipoides et les graisses; 6° les réserves albuminoïdes phosphorées.

Je ne mentionne pas les réserves vitelloïdes comme un élément distinct, parce que je les considère comme résultant d'une combinaison entre certaines réserves albuminoïdes et les lipoides ou graisses.

Leur existence traduit simplement les affinités chimiques qui se manifestent entre deux catégories de réserves, au cours de l'évolution de types femelles.

Dobell (1925) a retrouvé, parmi les éléments décrits dans le cytoplasme d'*Aggregata eberthi* (**Joyet-Lavergne**, 1923, 1924 *d*, 1925 *a*), les formations suivantes : des éléments se rapprochant du chondriome, du paraglycogène et des graisses. L'auteur indique aussi la présence de granules d'une substance fort voisine de la chromatine et d'autres granules semblables à la volutine. Ces divers granules peuvent probablement se rapprocher des réserves albuminoïdes de la Coccidie. **Dobell** signale le glycogène parmi les éléments du cytoplasme d'*Aggregata eberthi*. Je n'ai trouvé cette substance dans aucun des Sporozoaires que j'ai étudiés.

Au cours de cette étude, des ressemblances nombreuses ont apparu entre les éléments du cytoplasme d'un Sporozoaire et les formations correspondantes des cellules des Métazoaires. L'analogie apparaît encore plus frappante si on compare le Sporozoaire à l'œuf.

Fauré-Fremiet (1924) décrit dans l'œuf de *Sabellaria alveolata* diverses formations : le chondriome, du glycogène, des lipoides, des globules graisseux, des globules vitellins, une substance chromatophile; en outre, l'étude chimique révèle la présence de phosphoprotéides.

La cellule œuf et le Sporozoaire renferment donc dans leur cytoplasme les trois grandes catégories chimiques de substances de

réserve : 1^o hydrates de carbone; 2^o lipoides et graisses; 3^o albuminoïdes.

Le cytoplasme proprement dit ou substance fondamentale de l'œuf de *Sabellaria* apparaît plus complexe que le hyaloplasme du Sporozoaire, il contient en solution diverses substances : le glycogène, les substances albuminoïdes, une partie des phosphoprotéides, les savons, les sels.

Fauré-Fremiet n'a pas fait l'étude des éléments de Golgi, mais, d'après ce que nous savons sur la constance de cette formation dans les oocytes les plus divers, nous pouvons penser que dans l'œuf de *Sabellaria*, comme dans les autres oocytes étudiés, l'appareil de Golgi est très semblable à celui du Sporozoaire aux phases de croissance de son évolution. Ce sont précisément ces phases de croissance du Sporozoaire qui présentent une constitution cytoplasmique rappelant celle de l'œuf.

Quand au cours de l'évolution du Sporozoaire, lors de la genèse d'éléments reproducteurs, il apparaît un reliquat important, la plupart des constituants du cytoplasme sont représentés dans ce reliquat : le chondriome, les éléments de Golgi, le paraglycogène et les lipoides et graisses. Mais il est difficile de dire si les masses albuminoïdes du reliquat représentent du hyaloplasme ou des réserves albuminoïdes.

TROISIÈME PARTIE

CHAPITRE XI

ESSAI SUR LES RAPPORTS ET LE RÔLE DES DIVERS ÉLÉMENTS DE LA CELLULE DU SPOROZOAIRE

Les méthodes de recherches de la cytologie sont encore bien insuffisantes pour résoudre des questions aussi complexes que celles des rapports et du rôle des divers éléments du protoplasme. Dans cette partie du travail, rares sont les questions qui ont reçu un commencement de solution; la plupart des problèmes qui se posent n'ont pu être résolus.

I. — LE RÔLE DU NOYAU.

On a vu, au sujet des réserves albuminoïdes, l'intervention du noyau dans la genèse des chromidies. Avec la sortie de masses de basichromatine sans formes définies, qui, émises par le noyau chez *Aggregata eberthi*, se répandent dans le cytoplasme, ce sont là les deux seules constatations de l'intervention nucléaire dans la morphologie du cytoplasme.

II. — LE RÔLE DU CHONDRIOME.

Il faut distinguer dans le chondriome des Sporozoaires deux catégories d'éléments :

1^o des éléments du chondriome en rapport morphologique très net avec les réserves albuminoïdes; ce sont les chondriosomes qui bordent chacun des corpuscules de ces réserves ou encore, mais plus rarement, les chondriosomes ou chondriomites dont une extrémité se présente sous la forme d'un petit corpuscule albuminoïde.

Il est possible qu'il y ait entre ce chondriome et les réserves albuminoïdes des rapports génétiques, mais le fait n'a pas été encore démontré.

Chez divers Sporozoaires, les réserves albuminoïdes sont de véritables chromidies; or, dès leur constitution dans le noyau, les petites masses albuminoïdes ont une bordure en calotte basichromatique ayant les caractères chimiques du chondriome. Dans ce cas l'origine de cette catégorie de chondriome est nettement nucléaire.

2^o La deuxième partie du chondriome est formée par le chondriome proprement dit, formation d'origine cytoplasmique (dont l'évolution a été suivie). Parmi les chondriosomes de cette catégorie, certains sont parfois accolés aux sphérules de paraglycogène; il y a là un simple rapport de contact et nous n'avons aucune raison de supposer une intervention du chondriome dans la genèse du paraglycogène.

Le chondriome intervient-il dans la genèse des lipoïdes et des graisses?

Les auteurs ont décrit cette participation du chondriome à la genèse des graisses dans les tissus les plus variés : intestin et foie

(Altmann, 1894); glande mammaire et capsule surrénale (Howen, 1911, 1912); cellules adipeuses et cellules conjonctives (Dubreuil, 1911, 1913, da Costa, 1913); cellules interstitielles de l'ovaire (Athias, 1920); cellule hépatique (Noël, 1923).

Dans la cellule du Sporozoaire, il n'y a aucune preuve de l'intervention du chondriome dans la genèse des lipoides et des graisses. Nous reviendrons sur cette question au sujet de l'absorption chez *Nina gracilis*.

III. — LE RÔLE DE L'APPAREIL DE GOLGI.

1. *L'appareil de Golgi est-il distinct du chondriome?*

Hirschler (1923) cite plusieurs espèces de Protozoaires chez lesquelles l'appareil de Golgi se confond avec le chondriome. Parmi ces espèces se trouve *Gregarina polymorpha*. Je suppose que l'auteur fait allusion aux satellites de cette Grégarine chez lesquels, en effet, la distinction est difficile entre les deux formations, par suite des affinités particulières du chondriome mâle pour l'acide osmique. Mais cette distinction peut-être établie : 1° par les fixateurs mitochondriaux ne conservant pas les éléments de Golgi; 2° par des fixations osmiques dont la durée n'a pas été assez considérable pour empêcher toute affinité du chondriome pour la fuchsine.

Dans les Flagellés, Duboscq et Grassé (1925) considèrent l'appareil de Golgi comme représentant une nouvelle catégorie du chondriome. D'autre part, Nassonow (1924) décrit dans le même groupe les deux formations comme distinctes.

En ce qui concerne les Sporozoaires on peut, dès les stades jeunes, séparer nettement les deux formations et elles restent distinctes dans la suite de l'évolution.

Il en est de même d'ailleurs dans les cellules des Métazoaires où la plupart des auteurs séparent le chondriome de l'appareil de Golgi. En particulier les travaux de Perroncito (1911), Cowdry (1912), Weigl (1912), Deinecka (1912) et Cajal (1914) ont nettement précisé les caractères distinctifs de ces deux formations.

2. *L'appareil de Golgi joue-t-il un rôle dans les sécrétions?*

Un certain nombre de travaux tendent à montrer que l'appareil de Golgi joue un rôle dans les phénomènes de sécrétion. **Cowdry** en 1922 et dans la revue qu'il consacre à cette question (1924) donne une bibliographie que je ne reprendrai pas ici. Il faut ajouter aux renseignements que donne cet auteur, les résultats obtenus par **Da Fano** (1922) sur la glande mammaire. **Da Fano** constate que, après une phase d'hypertrophie de l'appareil de Golgi, survient une dislocation des éléments de l'appareil qui correspond à la période d'activité cellulaire. Enfin le fonctionnement de l'appareil de Golgi des Flagellés traduit d'après **Nassonow** (1924) une activité sécrétrice.

Dans les Sporozoaires, la zone cytoplasmique voisine des éléments de Golgi présente fréquemment des affinités chimiques particulières qui la différencient du reste du cytoplasme. Après une double coloration au rouge Magenta et carmin d'indigo, on voit dans les schizozoïtes d'*Aggregata* la zone bordée par les éléments de Golgi, arcs ou baguettes, se détacher nettement en rouge, sur un fond cytoplasmique coloré en vert.

Cette qualité n'est d'ailleurs pas spéciale aux Sporozoaires, je l'ai retrouvée dans la zone cytoplasmique délimitée par l'appareil de Golgi dans les cellules intestinales de la Scolopendre. Cette qualité chimique particulière de la zone ainsi délimitée semble bien liée à l'existence de l'appareil de Golgi. Est-elle une manifestation de son activité et quelle est la nature de cette activité? Nous ne possédons pas encore assez de précisions pour pouvoir conclure.

3. *Les rapports de l'appareil de Golgi avec les lipoides et les graisses.*

On a vu, que dans le macrogamète d'*Adelina*, au stade de la fécondation, l'appareil de Golgi est le support de la provision lipoïde. Dans les phases de croissance des Sporozoaires, les images de l'appareil de Golgi sont différentes de celles que donnent les réserves lipoïdes. Un fixateur comme le Champy osmique, capable de conserver les deux formations ne permet cependant pas de distinguer les éléments de Golgi des vésicules.

La partie lipoïde, la plus osmiophile des vésicules, constituerait-elle l'élément de Golgi? Sa forme fréquente en croissant, qui est aussi fréquemment celle de ces éléments, permettrait de le supposer.

D'autre part, l'évolution de l'appareil de Golgi est en rapport avec l'évolution des lipoides. Dans le kyste de *Nina gracilis*, la Grégarine femelle qui est riche en graisse est pauvre en éléments de Golgi, alors que chez la Grégarine mâle où les vésicules conservent leurs caractères de lipoïdes, il y a une plus grande abondance d'éléments de Golgi.

Si les éléments de Golgi se trouvaient représentés par la partie lipoïde la plus osmiophile des vésicules, leur disparition parallèlement à l'enrichissement en graisse de la Grégarine femelle expliquerait les différences constatées entre les cytoplasmes des deux sexes. Mais il faut reconnaître que les faits précisés jusqu'ici sont insuffisants pour émettre cette proposition autrement que sous la forme d'une hypothèse.

L'intérêt de ces constatations se trouve cependant accru par les rapprochements que l'on peut établir avec des résultats analogues. Dans les cellules du tissu adipeux péripancréatique, **Cajal** (1915) montre que les phases de destruction de l'appareil réticulaire coïncident avec la formation de grandes gouttes de graisse. D'après cet auteur, **Tello** a signalé un fait analogue dans les cellules sécrétrices de la glande mammaire. Les résultats de **Da Fano**, rappelés plus haut, s'en rapprochent également.

En résumé, parmi les divers constituants du cytoplasme, c'est avec les lipoides et graisses que les éléments de Golgi paraissent liés le plus intimement, mais nous ne pouvons encore préciser la nature des rapports entre ces deux formations dans les diverses phases du développement du Sporozoa.

L'existence de la paradictyokinèse démontre, d'autre part, les rapports intimes entre l'évolution nucléaire et l'évolution de l'appareil.

Ce sont là, avec les affinités basichromatiques particulières de la zone cytoplasmique bordée par les éléments de Golgi, les seules précisions que nous possédions sur les manifestations probables de l'activité de l'appareil de Golgi. Elles sont insuffisantes pour nous

renseigner sur sa physiologie. Étant donné les analogies nombreuses que présente l'appareil de Golgi des Sporozoaires avec les formations correspondantes des Métazoaires, l'interprétation de son rôle chez les Sporozoaires se trouve liée à la connaissance de la signification véritable de l'appareil dans la cellule en général.

IV. — LA GENÈSE DES LIPOÏDES.

L'étude de la nutrition du céphalin de *Nina gracilis* apporte quelques précisions sur la genèse des lipoides dans la Grégarine.

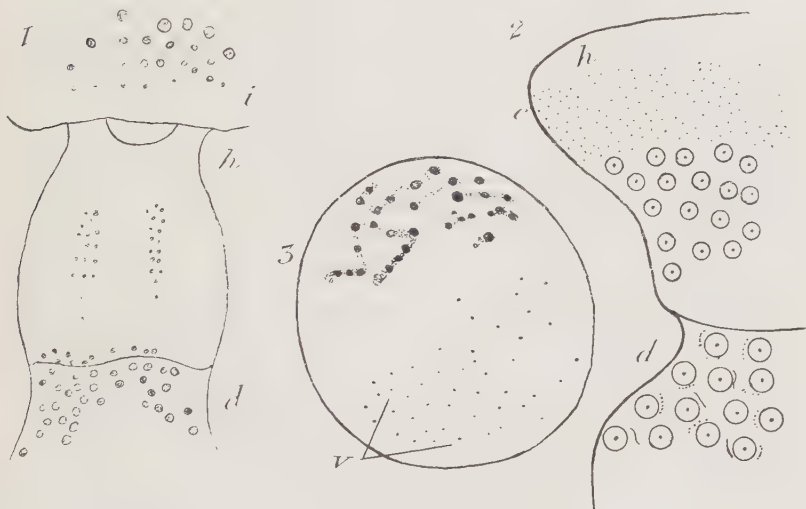


FIG. XX. — 1, L'absorption et la genèse des lipoides dans un céphalin de *Nina gracilis* dont le protomérîte présente deux zones de contact avec l'intestin. 2, genèse du paraglycogène dans le protomérîte d'un céphalin de *Nina gracilis* (i, intestin; h, hyaloplasme; d, deutomérîte; c, chondriome). 3, noyau d'un sporadin de *Nina gracilis* montrant la zone de vacuolisation (v) distincte de la zone occupée par le filament chromatique. 1 et 2 $\times 2000$; 3, $\times 1000$.

Le parasitisme des Sporozoaires provoque dans l'intestin de la Scolopendre une hypersécrétion de lipoides (Joyet-Lavergne, 1925). Ces masses lipoides sont abondantes au voisinage de la zone de contact du céphalin avec l'épithélium intestinal; elles constituent un matériel nutritif pour la Grégarine.

Les granules lipoides apparaissent dans le protomérîte en face

des régions qui peuvent puiser dans l'intestin. Parfois le contact du protomérite avec l'intestin présente une discontinuité dans sa zone médiane, la région protoméritique correspondante, ainsi privée de moyens d'absorption, est dépourvue de lipoides. Les granules lipoides protoméritiques dessinent alors deux groupements, chacun des groupements étant situé en face d'une région en contact avec l'intestin.

Les céphalins à protomérite largement étalé, qui sont d'ailleurs les types les plus fréquents, permettent de concevoir le mécanisme suivant lequel se réalise l'absorption des lipoides.

La partie antérieure du protomérite est constituée par une bande de hyaloplasme qui a quelques μ d'épaisseur. Cette bande est limitée à l'arrière par un groupement de fins granules lipoides. La zone intestinale qui borde le hyaloplasme protoméritique est, comme lui, dépourvue d'éléments figurés. Elle est jalonnée, sur sa face basale, par les vésicules lipoides du groupement distal de l'épithélium intestinal et par les granules résultant de la dislocation de ces vésicules.

Nos méthodes de recherches des lipoides sont trop imparfaites pour révéler la moindre différence entre les vésicules lipoides de l'intestin et celles de la Grégarine, mais on ne constate jamais le passage d'une vésicule de l'hôte au parasite. Le phénomène d'absorption est précédé d'une dislocation qui s'opère dans la bordure cytoplasmique intestinale, dépourvue d'éléments figurés.

La reconstruction des lipoides dans la Grégarine se trouve réalisée par la genèse des fins granules lipoides du groupement antérieur protoméritique.

Des faits comparables ont été décrits par **Nicolas** (1891, 1892) pour l'absorption des graisses, et par **Champy** (1911) pour l'absorption des diverses substances par la cellule intestinale. « Les substances absorbées ne sont jamais décelables dans la partie supérieure du protoplasme », (**Champy**, p. 139). Cette constatation est pour l'auteur le fait qui « paraît dominer l'histoire des différentes substances absorbées pendant leur passage à travers la cellule intestinale. »

Les images données par **Champy** (fig. 12, Pl. II et fig. 7, Pl. III) ressemblent à celles que donne le protomérite du céphalin. Il y a

toutefois une différence. Dans la Grégarine, en effet, le hyaloplasme antérieur et la zone intestinale qui le borde ne sont pas totalement dépourvus d'éléments figurés. A un fort grossissement, on y distingue des granules lipoïdes à la limite de la visibilité. Ces très fins granules représentent-ils la forme de passage de l'hôte au parasite? Ou devons-nous y voir seulement des étapes dans les transformations? Leur signification est différente suivant la zone considérée. Dans l'intestin ils représentent une phase de la dislocation des lipoïdes intestinaux. Dans le protomérite ils constituent une étape dans la genèse des granules.

D'une façon analogue à ce qui se passe dans l'absorption intestinale de la Grenouille, la genèse des lipoïdes dans le céphalin est seulement réalisée dans la région où se trouvent les mitochondries. Cette concordance de position constitue-t-elle une raison suffisante pour conclure que le chondriome assure la genèse des lipoïdes chez les Grégarines?

On sait que le jeune sporozoïte renferme des granules lipoïdes à l'arrière du hyaloplasme. Ces granules constituent-ils une partie du chondriome? D'après ce qui a été vu sur l'évolution des lipoïdes chez les Sporozoaires, je les considère, quels que soient d'ailleurs leurs rapports avec le chondriome ou avec les éléments de Golgi, comme représentant la forme lipoïde ancestrale transmise au sporozoïte.

Vis-à-vis des molécules en solution ou des micelles en suspension dans le hyaloplasme antérieur, ces granules agissent comme des pôles d'orientation et, à la façon d'une forme cristalline dans une solution, dirigent, par leur simple présence, la construction du type lipoïde propre à l'espèce.

En suivant les diverses phases de la croissance du céphalin, on trouve, dans la position et la taille des granules et vésicules lipoïdes, tous les intermédiaires permettant de concevoir que, par un phéno-

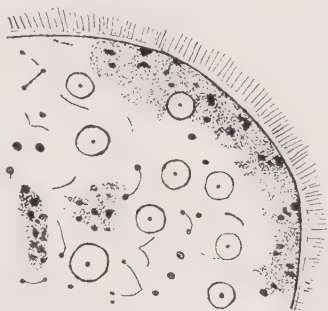


FIG. XXI. — Portion du cytoplasme d'un sporadin de *Stylorynchus longicollis* (paraglycogène, éléments de Golgi, chondriome); formol osmique $\times 2000$.

mène de grossissement parallèle à leur migration vers le deutomérite, les granules du groupement antérieur protoméritique constituent la source des réserves lipoïdes de la Grégarine.

Mais, alors que les divers éléments lipoïdes s'accroissent parallèlement à l'augmentation de taille du céphalin, le groupement protoméritique échappe à cette loi de croissance; il reste formé de fins granules. Ces granules continuent donc à réaliser la première étape

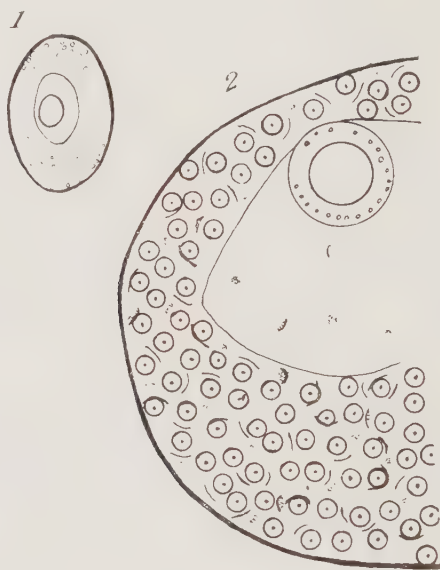


FIG. XXII. — Deux phases de croissance des schizontes d'*Aggregata eberthi*. — 1, paraglycogène; 2, paraglycogène, réserves albuminoïdes (en gris) et chondriome (en noir) $\times 4000$.

visible de la genèse du matériel lipoïde, pendant toute la durée de l'absorption. Lorsque cette absorption est achevée, ils suivent la loi commune et se transforment en vésicules, marquant, par cette évolution nouvelle, la maturité du céphalin.

Le mécanisme de la genèse des lipoïdes dans les Coccidies est beaucoup plus difficile à suivre. La position intracellulaire du jeune gamonte ou schizonte modifie profondément les conditions de sa nutrition, par rapport à celles d'un céphalin extracellulaire de Grégarine.

Chez la Coccidie, l'absorption s'effectue par toute la surface du corps et nous ne retrouvons plus la localisation des premiers stades de la genèse des éléments lipoides. A ces conditions nouvelles d'absorption, se trouve liée une plus grande rapidité d'évolution des lipoides, qui atteignent, très vite ici, le stade vésiculé. Nous ne pouvons donc suivre chez les Coccidies, les diverses étapes de la construction et de la croissance des réserves lipoides.

Le fait est d'autant plus regrettable que, pour *Aggregata*, nous avons pu voir la pénétration d'une provision lipoides dans la spore et dans le sporozoïte. Nous avons donc ici la certitude que la forme chimique lipoides de l'espèce est présente avant le début de tout phénomène d'absorption. La genèse du type de réserves lipoides, propre à l'espèce, apparaît ainsi comme une conséquence physicochimique de la présence de la forme lipoides ancestrale. Cette forme réalise le modèle suivant lequel s'édifient les matériaux absorbés.

Les affinités chimiques que présentent les lipoides pour les albuminoïdes sont certainement une des causes de la difficulté qui existe pour préciser la forme véritable sous laquelle se transmet le matériel lipoides ancestral. Dans *Adelina dimidiata*, l'appareil de Golgi s'est révélé, au stade de la fécondation, comme le support morphologique de la provision lipoides. Si, comme il est logique de le supposer, dans leur passage au stade de la reproduction, les éléments de Golgi conservent ce caractère, ce sont eux qui réalisent le support de la forme lipoides ancestrale.

V. — LA GENÈSE DU PARAGLYCOGÈNE.

Le paraglycogène a peu d'affinités chimiques pour les autres constituants du cytoplasme. Cette qualité lui permet de mieux sauvegarder son indépendance dans le métabolisme cellulaire. Nous n'aurons donc plus les mêmes difficultés que pour les lipoides, à distinguer la forme ancestrale des réserves hydrocarbonées, des autres éléments. Effectivement, c'est sous la forme de paraglycogène que nous avons vu (chap. VI) ces réserves passer d'une génération à l'autre. Dans le mécanisme de la nutrition du céphalin de *Nina gracilis*, on constate que les premiers éléments figurés de para-

glycogène apparaissent, non pas immédiatement à l'arrière du hyaloplasme antérieur, comme les réserves lipoïdes, mais dans une région plus postérieure, placée à l'arrière d'une zone de granules mitochondriaux. Le chondriome ne paraît donc pas intervenir dans la genèse de cette réserve.

La conception indiquée pour la genèse des lipoïdes peut se formuler de nouveau ici. Les éléments du paraglycogène ancestral, par leur seule présence, orientent les groupements des molécules

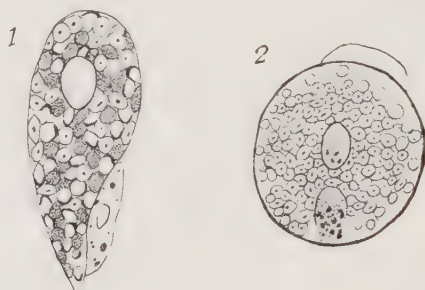


FIG. XXIII. — Deux phases de développement des gamètes d'*Adelina dimidiata* : les lipoïdes sont représentés en gris ; les réserves albuminoïdes sont représentées par leurs contours ; paraglycogène, chondriome, éléments de Golgi (Champy osmique, fuchsine Altmann $\times 1200$).

hydrocarbonées, suivant leur propre modèle de structure, assurant ainsi la perpétuité de la forme de réserve propre à l'espèce.

VI. — LA GENÈSE DES RÉSERVES VITELLOÏDES.

Cette genèse apparaît comme une conséquence des affinités chimiques qui se manifestent, au cours de l'évolution, entre certaines formes de réserves albuminoïdes d'une part et les lipoïdes ou graisses d'autre part.

VII. — LES RAPPORTS DU PARAGLYCOGÈNE AVEC LES LIPOÏDES ET LES GRAISSES.

L'étude de *Nina gracilis* a montré que, dans la Grégarine femelle enkystée, la provision de paraglycogène diminue quand la teneur en lipoïdes et graisses augmente, au stade IV de l'évolution. Au

contraire, au moment de la genèse de l'œuf, il y a une quantité plus grande de paraglycogène et la provision de graisse a diminué.

Dans *Adelina dimidiata*, lorsque le macrogamète a atteint son maximum de longueur, les trois sortes de réserves de la Coccidie ont des masses à peu près équivalentes; dans la suite de l'évolution, la masse de paraglycogène augmente, tandis que les réserves lipoïdes diminuent.

Ainsi, les deux sortes de réserves subissent des fluctuations de sens inverse, l'augmentation de masse de l'une se produit parallèlement à la diminution de l'autre.

Des fluctuations analogues entre la graisse et le glycogène ont été indiquées dans le Ver à soie par **Couvreur** (1895), par **Vaney et Maignon** (1906); par **Vaney et Conte** (1911). D'après **Fauré-Fremiet** (1913), chez l'*Ascaris megalcephala*, la graisse neutre des oogonies disparaît, quand le glycogène apparaît dans l'oocyte.

Alors que **Couvreur** conclut à la transformation de la graisse en glycogène, **Vaney et Maignon** pensent que, dans la métamorphose, les phénomènes étudiés sont trop complexes pour qu'on puisse tirer, des fluctuations observées, un argument décisif en faveur de cette transformation. Le métabolisme de la cellule de Sporozoaire est moins complexe et il semble bien qu'on puisse considérer qu'il existe là une véritable transformation des lipoïdes et graisses en paraglycogène.

Il y a fréquemment une légère différence entre l'aspect des centres de paraglycogène de la Grégarine femelle et ceux de la Grégarine mâle d'une même espèce. Je pense que cette différence traduit la participation de la réserve à un métabolisme qui est différent suivant le sexe.

VIII. — LES RAPPORTS DU PARAGLYCOGÈNE AVEC LES RÉSERVES ALBUMINOÏDES.

Hesse (1909) constate que, dans *Monocystis agilis*, les granulations chromidiales disparaissent quand se développent les grains de paramylon. Il existe au cours de l'évolution d'*Adelina dimidiata* un phénomène comparable. Si le développement du paraglycogène du macrogamète s'accomplit tout d'abord parallèlement à une

diminution de la réserve lipoïde, dans la suite de l'évolution, l'accroissement de masse du paraglycogène s'effectue parallèlement à une diminution des réserves albuminoïdes.

QUATRIÈME PARTIE

LES CARACTÈRES CYTOPLASMIQUES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES SPOROZOAIRES

CHAPITRE XII

LES CARACTÈRES CYTOPLASMIQUES DE LA SEXUALITÉ DANS LES GRÉGARINES

I. — HISTORIQUE.

Les différences d'aspect, que présentent parfois les cytoplasmes de deux Grégarines au stade de l'accouplement, n'étaient pas restées inaperçues des anciens auteurs et on trouve dans le mémoire de **Frenzel** (1885) deux images de Grégarines en syzygie (*Gregarina portuni*, fig. 17 et *Gregarina cionoe*, fig. 21, Taf. XXV) où la différence de coloration entre les conjuguées est nette. Les différences ainsi notées témoignent de la justesse d'observation de l'auteur, mais elles ne sont pas interprétées; la sexualité des Grégarines était alors inconnue. **Schneider** (1887) trouve des grains amylacés dans le protomérite du primate de *Clepsidrina granulosa*; le protomérite du satellite n'en renferme pas.

Siedlecki (1899) est le premier auteur qui, sur *Monocystis ascidioe*, rattache la différence de colorabilité des deux Grégarines accouplées à un caractère sexuel.

Léger et Duboscq (1903) démontrent l'hétérogamie de *Nina gracilis* et indiquent, à côté des différences d'affinités pour les colorants chromatiques, la présence dans le cytoplasme mâle d'une plage mucoïde caractéristique de ce sexe.

Léger (1904) signale la différence de coloration entre les individus

d'un même couple chez *Gregarina munieri*, parasite de *Chrysomela lucida*. Cette différence porte à la fois sur les protomérites et les deutomérites des associés.

Brasil (1905) chez *Urospora lagidis*, parasite de *Lagis koreni*, fait apparaître par l'hématoxyline au fer une différence de colorabilité entre les cytoplasmes des deux conjugués dans le kyste; l'individu à petits noyaux a des mailles plus petites et plus colorables. **Cunningham** (1907) montre que, dans le kyste de *Kalpidorynchus arenicolæ*, l'une des Grégarines a un cytoplasme plus dense et moins de noyaux que l'autre (fig. 10); l'auteur insiste particulièrement sur la différence entre le nombre des noyaux. **Schellack** (1907 a, b) retrouve dans *Echinomera hispida*, Grégarine du *Lithobius forficatus*, les différences cytoplasmiques indiquées par **Léger et Duboscq** dans *Nina gracilis*.

Le plus grand progrès dans l'étude de la sexualisation du cytoplasme des Grégarines est incontestablement apporté par **Léger et Duboscq** (1909). Quoique l'étude cytoplasmique ne constitue qu'une partie accessoire de ce travail fondamental sur la sexualité des Grégarines, les auteurs n'en ont pas moins donné sur cette question des précisions fort importantes. Ils montrent les différences cytoplasmiques suivantes entre deux Grégarines qui s'accouplent. Chez *Stomatophora coronata*, différences dans la colorabilité et la grandeur des alvéoles du cytoplasme. Chez plusieurs espèces de *Frenzelina*, alors que les cytoplasmes des sporadins accouplés sont semblables, une différence de colorabilité apparaît entre les deux individus d'un même kyste. Dans le kyste de *Gregarina polymorpha*, un des conjoints est plus sidérophile que l'autre et dans celui de *Hoplorynchus oligocanthus*, le cytoplasme de la Grégarine mâle est plus colorable et a des mailles plus serrées que celui de la Grégarine femelle.

Les auteurs complètent leur travail de 1903 sur *Nina gracilis*. Ils divisent l'évolution du kyste en huit stades qui se différencient surtout par l'évolution nucléaire. Le mucus du mâle change un peu d'aspect au cours de la maturation du kyste, mais sa présence continue à caractériser le cytoplasme de ce sexe jusqu'au stade VI (genèse des gamètes). L'apparition dans les sporadins de grains colorables en bleu par le Mallory est le signe de la maturité sexuelle.

Au stade II de l'enkystement, ces grains sont plus gros chez le mâle et leur aspect est différent de celui des grains bleus femelles. Dès le début de l'évolution du kyste, les deux cytoplasmes se révèlent différents. Celui du mâle, à réaction acidophile, est formé d'un réseau alvéolaire à mailles plus petites; il est plus opalin, moins transparent et comme imprégné de cette infiltration muqueuse, qui lui est particulière.

Merton (1913) retrouve dans *Nina indica* des différences semblables à celles que présente *Nina gracilis*, en particulier les lamelles mucôides caractéristiques du mâle. Mais la sexualisation du cytoplasme de *Nina indica* se manifeste plus tôt. Il y a deux types de sporadins : les uns renfermant de gros granules, les autres dont le réseau alvéolaire est à mailles plus petites, renferment des granules moins développés.

Mühl (1921), dans les Grégarines du *Tenebrio molitor*, voit des différences cytoplasmiques, dans les individus en syzygie. Le cytoplasme du primate est formé de mailles plus espacées dans sa trame alvéolaire; celui du satellite semble constitué d'éléments plus petits, il a une structure plus fine. Dans *G. polymorpha*, la différence se retrouve entre les individus enkystés. Chez cette espèce, le primate a le protomérite plus clair que le deutomérite et l'ensemble de la Grégarine a un aspect moins sombre que celui du satellite.

L'action du rouge neutre sur *G. cuneata* décèle un milieu alcalin pour le primate dont la digestion serait du type tryptique et un milieu acide dans le satellite, dont la digestion serait peptique.

Poisson (1920-1921) distingue, dans les kystes de *Cephaloidophora talitri* et de *Lankesteria cyclopori*, le mâle, à son cytoplasme plus opaque, à mailles plus fines, fixant les colorants acides. **Berlin** (1924) retrouve, dans plusieurs espèces de *Monocystis*, des différences analogues à celles signalées par les auteurs. Dans les Grégarines enkystées, l'un des individus est plus colorable que l'autre. L'auteur indique, chez certaines espèces, des différences, dans la taille des alvéoles et la grosseur des éléments, entre les deux Grégarines enkystées.

Mais, parmi les espèces étudiées au point de vue du cytoplasme, certaines n'ont révélé aucune différence sexuelle cytoplasmique.

Léger (1904) conclut à l'identité des cytoplasmes des individus,

dans les accouplements de *Stylorynchus longicollis*, et **Brasil** (1905) arrive aux mêmes conclusions, pour diverses espèces de *Monocystis*. Ces auteurs, ayant décrit des caractères d'anisogamie pour diverses Grégarines, leur opinion sur l'isogamie est importante. Elle nous montre, que les procédés pouvant révéler l'anisogamie de certains types, sont impuissants à déceler, si elles existent, les différences sexuelles d'autres espèces. Il y a donc chez les Grégarines, des degrés dans la différenciation sexuelle cytoplasmique, suivant les espèces.

II. — INTÉRÊT DE L'ÉTUDE DES GRÉGARINES.

Les Grégarines, qui ont montré une anisogamie cytoplasmique, sont suffisamment nombreuses et appartiennent à des types assez variés, pour que ce caractère de sexualisation apparaisse comme assez général dans le groupe. Dans la plupart des espèces étudiées, la sexualisation cytoplasmique s'est manifestée par une différence dans les affinités colorantes et dans la disposition de la structure alvéolaire des cytoplasmes. Mais, à l'exception de *Nina*, pour laquelle nous avons des caractères précis, se rapportant à des éléments bien déterminés du cytoplasme (grains bleus et mucus du mâle), les autres types ne nous ont révélé que des réactions générales du cytoplasme. Or, ces réactions, très précieuses pour manifester l'existence de l'anisogamie et faire pressentir la généralité de ce phénomène, sont encore trop vagues pour mettre en évidence les différences intimes de constitution cytoplasmique, différences qui, seules, pourraient apporter quelque clarté sur le problème de la sexualité.

On peut envisager, en prostittologie, la question de la sexualité de façons très diverses. Le cytologiste peut, en particulier, poser le problème de la façon suivante : étant donnés les éléments du cytoplasme d'un Protozoaire, y a-t-il, entre les individus d'une même espèce, des différences aux points de vue de la quantité, des qualités, de la répartition et de l'évolution de chacun de ces éléments cytoplasmiques, différences, qui, logiquement, puissent être attribuées à une sexualisation du cytoplasme?

Pour la question ainsi envisagée, les Grégarines constituent un

matériel d'étude favorable. Les individus de la même espèce, céphalins et sporadins, qui, au cours de leur développement, vont se différencier sexuellement, vivent dans des conditions identiques, l'influence du milieu, comme facteur de différenciation, se trouve donc éliminée.

Il convient d'ailleurs de faire le choix des types à étudier. Certaines espèces de Grégarines ont une anisogamie morphologique assez nette, se manifestant par une différence de tailles ou de formes; elles ne conviennent pas pour des recherches de début. En effet, parmi les différences révélées dans les constituants cytoplasmiques, certaines pourraient fort bien n'être qu'une simple manifestation de la différenciation morphologique initiale, différence dont nous ignorons la signification et dont nous ne pouvons pas interpréter les répercussions. Ce sont ces considérations qui ont, en grande partie, dicté le choix des espèces de Grégarines étudiées dans ce travail.

III. — NINA GRACILIS.

1. *Le chondriome.*

J'ai utilisé, dans des notes antérieures (1924-1925), les termes de basophilie et d'oxyphilie pour exprimer les caractères de sexualisation du chondriome; le sens dans lequel ces expressions ont été utilisées doit être précisé. Les affinités colorantes du chondriome varient au cours de l'évolution cellulaire et les mots basophilie, oxyphilie ne doivent pas être interprétés ici dans un sens absolu et exclusif. Ces expressions, commodes pour marquer un aspect des différences chimiques, ont été employées comme termes de comparaison. Elles indiquent des degrés dans les affinités colorantes des chondriomes étudiés. Étant donnés deux Sporozoaires, placés dans la même préparation, ayant par conséquent subi rigoureusement les mêmes manipulations, si, dans le partage des colorants communs qui agissent sur eux, le chondriome de l'un prend les colorants basiques d'une façon plus intense alors que le chondriome de l'autre marque plus d'affinité pour les colorants acides, je dis que le premier chondriome est basophile par rapport au second. Si, cependant, on

fait agir seulement un colorant acide, la fuchsine acide par exemple, le chondriome qui s'était révélé basophile par rapport à un chondriome oxyphile prend maintenant la fuchsine et, à certains stades de l'évolution, il manifestera même plus d'affinités pour cette couleur que le chondriome oxyphile lui-même.

L'anisogamie de *Nina gracilis* est assez précoce; on distingue, parmi les céphalins encore jeunes (100 μ , environ) deux types différents. Les uns ont un chondriome qui présente peu d'affinités pour les colorants, il est oxyphile, la suite de l'évolution montre que ce sont des céphalins femelles. Les autres, céphalins mâles, ont un chondriome basophile dont les chondriocotes et chondriomites, quoique très fins, paraissent, cependant, légèrement plus épais que ceux de la femelle. Ils sont en outre plus nombreux. Les deux caractères contribuent à constituer des alvéoles cytoplasmiques plus petites chez le mâle que chez la femelle. Les deux types de céphalins pouvant se trouver fixés sur l'épithélium intestinal très près les uns des autres, on ne peut attribuer leur sexualisation cytoplasmique à des conditions de milieu.

Les mêmes différences sexuelles se retrouvent, plus accentuées, dans les céphalins âgés et dans les sporadins. Le chondriome basophile du mâle, toujours un peu plus abondant et à éléments légèrement plus épais, est plus riche en phosphore. Dans les coupes traitées par les méthodes d'imprégnation, il se montre plus argentophile que le chondriome femelle.

L'oxyphilie du chondriome des Grégarines femelles ne reste pas constante pendant toute la durée de la croissance. Dans les céphalins mûrs et dans les sporadins, on trouve, par plages limitées, un chondriome oxyphile qui fixe légèrement les colorants basiques. Ces plages amphophiles de la femelle ne peuvent être confondues avec le chondriome du mâle, dont les affinités basophiles sont toujours très nettes.

Dans l'enkystement, les chondriomes des Grégarines conservent leurs caractères respectifs qu'on peut retrouver aux diverses phases de l'évolution kystique. Dans les premières phases de l'enkystement, le chondriome est uniformément réparti dans le cytoplasme de chacun des conjoints.

Au stade qui précède la genèse des gamètes, la répartition du

chondriome n'est pas la même dans chaque Grégarine. Dans le mâle, le chondriome est plus abondant vers la périphérie de la Grégarine, à proximité des noyaux. Ce chondriome périnucléaire, toujours nettement basophile, présente en outre pour la fuchsine acide une affinité plus grande que celle du chondriome femelle. L'autre partie du chondriome, répandue dans le reste du cytoplasme, a ses affinités pour les colorants basiques diminuées. Dans la Grégarine femelle, la répartition des mitochondries est dominée également par l'évolution nucléaire; elles constituent des zones à éléments plus abondants à proximité des groupements de noyaux. Ce chondriome doit participer à la genèse de l'œuf qui renferme, dès sa formation, des granulations mitochondriales.

2. Appareil de Golgi.

Certains sporadins sont plus riches en éléments de Golgi, ce sont les mâles. Dans le kyste, la différence de teneur en éléments de Golgi en faveur du mâle est beaucoup plus importante que la différence, du même sens, qui existe pour le chondriome; elle dure pendant toute l'évolution kystique.

Au stade II, les éléments de Golgi du mâle, répandus dans le cytoplasme, sont plus abondants autour des noyaux qu'ils recouvrent partiellement. La disposition est analogue dans la femelle, mais la teneur en éléments de Golgi est bien moindre.

Quand les noyaux mâles sont à la périphérie de la Grégarine (stade IV), les zones cytoplasmiques voisines des noyaux sont plus riches en éléments de Golgi, constitués alors par de petits arcs courts et épais. La moins grande abondance de ces éléments dans la femelle rend leur différence de répartition, entre les zones périnucléaires et le reste du cytoplasme, moins sensible.

Au moment de la genèse des spermatozoïdes, il y a, superposés à chaque noyau mâle, quelques granules ayant les réactions des éléments de Golgi; un arc de Golgi en forme de calotte borde partiellement la périphérie nucléaire. Plus tard, quand le noyau prend une forme nettement allongée, on reconnaît que la calotte de Golgi occupe le pôle antérieur du futur spermatozoïde. C'est là, une sorte d'acrosome, comparable aux formations analogues, signalées plus

haut, dans les formes de reproduction des Sporozoaires. A ces stades, il y a quelques éléments de Golgi superposés à chaque noyau femelle ou à proximité de lui.

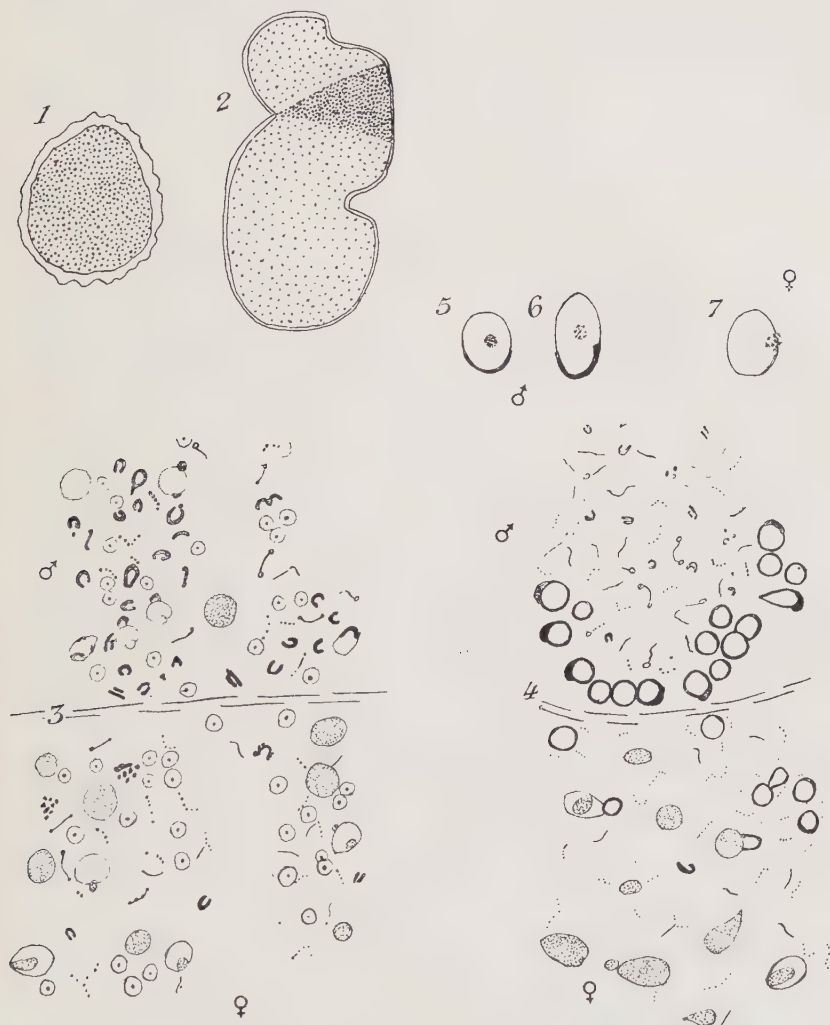


FIG. XXIV. — Sexualisation du cytoplasme de *Nina gracilis*. — 1 et 2, sporodins rapprochés pour l'accouplement; différence en paraglycogène. 3, kyste au stade II; 4, kyste au stade IV; les réserves vitelloïdes et le chondriome sont représentés en gris, les éléments de Golgi en noir; les noyaux visibles dans la préparation sont représentés par leurs contours. Le paraglycogène, peu visible au stade IV par la méthode utilisée, n'a été représenté qu'au stade II. 5, 6, 7, noyaux et éléments de Golgi prénucléaires (stade IV); 5 et 6 ♂; 7 ♀ 1, 2 : gomme iodée; 3 à 7 : Weigl, fuchsine Altmann. 3, 4, $\times 2000$; 5, 6, 7, $\times 3000$.

3. Les lipoides et les graisses.

On a vu (chap. VII) que, dès le stade sporadin, le cytoplasme femelle renferme plus de lipoides, les vésicules sont plus grosses et plus osmio-philés. La différence s'accroît encore au cours de l'évolution par la transformation d'une partie des lipoides femelles en graisse, alors que chez le mâle l'évolution des lipoides n'atteint pas ce stade.

4. Les réserves albuminoïdes et les réserves vitelloïdes.

Dans les jeunes céphalins de *Nina*, les réserves albuminoïdes, à affinités oxychromatiques, de taille moyenne $0\mu,5$ sont accolées à des calottes mitochondriales et uniformément répandues dans le cytoplasme. Dans les grands céphalins et les sporadins une partie des réserves grossit et évolue différemment suivant le sexe.

Dans le mâle, elle donne des masses albuminoïdes basichromatiques, répandues dans tout le cytoplasme. Leur taille peut atteindre $1\mu,5$. Leur forme est irrégulière, mais avec une tendance à devenir sphérique quand la taille augmente. On les retrouve après l'enkystement, ce sont les sphérules colorées en bleu par le Mallory, sphérules que **Léger et Duboscq** ont décrites comme caractéristiques du mâle au stade II.

Dans les grands céphalins et sporadins femelles, la partie des réserves albuminoïdes qui va grossir conservera les affinités oxychromatiques. Les masses qui résultent de ce développement sont ovoïdes ou circulaires, très irrégulièrement réparties dans le cytoplasme, moins nombreuses que les albuminoïdes basichromatiques du mâle, mais de plus grande taille (2μ , parfois jusqu'à 4μ).

Tandis que les albuminoïdes non évolués sont colorés en rouge par le procédé d'Altmann, ces masses se colorent en jaune, c'est là un caractère du vitellus.

Au début de leur évolution, ces réserves se colorent nettement en jaune par l'orange G, coloration obtenue par **Van Durme** (1914) sur le vitellus des œufs d'Oiseaux. Après une fixation au sublimé osmique, leur aspect, gris vert, rappelle celui du vitellus des œufs de *Lymnée* que décrit **Hirschler** (1891). Enfin leur réaction à l'hématoxyline ferrique est celle indiquée par **Bronte-Gatenby** (1919)

parmi les caractères du vitellus. Pour ces diverses raisons, et tenant compte de leur évolution, je considère ces réserves comme une formation analogue au vitellus et je les appelle réserves vitelloïdes.

Au cours de l'évolution, ces réserves s'imprègnent de graisse, elles sont fréquemment logées dans des vacuoles qu'elles ne remplissent pas toujours. Leur maximum de développement est atteint au stade IV; une polarisation des réserves vers les régions centrales du cytoplasme femelle s'est alors manifestée et la masse de paraglycogène a diminué. Le développement du volume des vacuoles, qui s'effectue à ce stade, est en corrélation avec l'augmentation de taille de la Grégarine femelle. Plus tard, les réserves vitelloïdes diminuent de taille dans les vacuoles et le paraglycogène redevient plus abondant.

5. *Le paraglycogène.*

Dans les grands céphalins et les jeunes sporadins les femelles ont un peu plus de paraglycogène que les mâles; le protomérite des femelles est pauvre en paraglycogène. Il n'est pas certain que cette prédominance du paraglycogène dans la femelle se maintienne au cours de l'évolution. Au stade de rapprochement des sporadins, l'un d'eux, dont je ne fixe pas le sexe, a un tiers de paraglycogène de plus que l'autre. Le seul caractère qui se maintienne constant, pendant toute l'évolution, c'est la prédominance de la taille des corpuscules. Cette différence de taille est faible dans *Nina*, mais elle est constamment en faveur de la femelle.

6. *De l'influence de la sexualisation du cytoplasme sur la genèse des gamètes.*

Au cours de l'évolution de *Nina gracilis*, des différences entre les noyaux apparaissent au stade II de l'enkystement. A ce stade, alors que les noyaux, ayant la même taille dans les deux Grégarines, sont parfaitement comparables, on remarque que ceux du mâle ont des affinités basichromatiques plus nettes et une plus grande richesse d'affinités colorantes que ceux de la femelle, différences analogues d'ailleurs à celles qui séparent les chondriomes des deux sexes.

Mais cette différence chimique entre les noyaux ne suffit pas à expliquer leurs évolutions respectives, car s'ils sont dissemblables dès le stade II, les noyaux n'en continuent pas moins à avoir une évolution parallèle jusqu'au stade IV.

C'est dans les modifications du cytoplasme qu'il faut chercher la raison de cette rupture du parallélisme de l'évolution nucléaire entre les deux sexes.

Les différences cytoplasmiques, déjà nettes entre les deux Grégarines, s'exagèrent en effet au stade IV. Alors que le cytoplasme mâle conserve ses caractères, le cytoplasme femelle est le siège de transformations profondes, par la polarisation des réserves vers les régions centrales de la Grégarine et par le développement des vacuoles. Ces transformations qui réalisent des conditions nouvelles d'équilibre entre les divers constituants du protoplasme, entraînent une migration des noyaux femelles. A cette migration ne correspond plus aucun mouvement pour les noyaux mâles qui restent dans la même situation par rapport à un cytoplasme inchangé.

Les noyaux de chacun des deux sexes se trouvent désormais dans des conditions de milieu très différentes. Les noyaux mâles, placés à la périphérie de la Grégarine ont à leur voisinage un chondriome basophile abondant, des éléments de Golgi en forme de petits arcs également abondants, des corpuscules de paraglycogène, de lipoïdes et de réserves albuminoïdes. Les noyaux femelles sont plongés dans un milieu qui comprend un chondriome oxyphile peu abondant, peu d'éléments de Golgi, des corpuscules de paraglycogène, de lipoïdes et graisses et des réserves vitelloïdes.

La différence la plus importante entre les deux cytoplasmes est donnée par la présence des réserves vitelloïdes dans la femelle. Par leur taille, leur constitution chimique, leur abondance, ces masses vitelloïdes marquent le milieu cytoplasmique femelle d'un caractère tout à fait particulier. Or, il se trouve que, parmi les éléments qui l'entourent, le noyau femelle, par suite d'affinités chimiques ou de phénomènes d'attractions de masses, manifeste précisément une préférence pour cet élément si caractéristique de son cytoplasme. Au stade IV, en effet, chaque noyau femelle s'accole à une masse vitelloïde, ayant à peu près la même taille que lui. Je vois, dans la constitution de cette association, la cause initiale de la genèse de l'œuf.

Par suite de quel mécanisme se constitue la vacuole qui entourera ensuite la masse vitelloïde appendue au noyau? Quelle est la nature

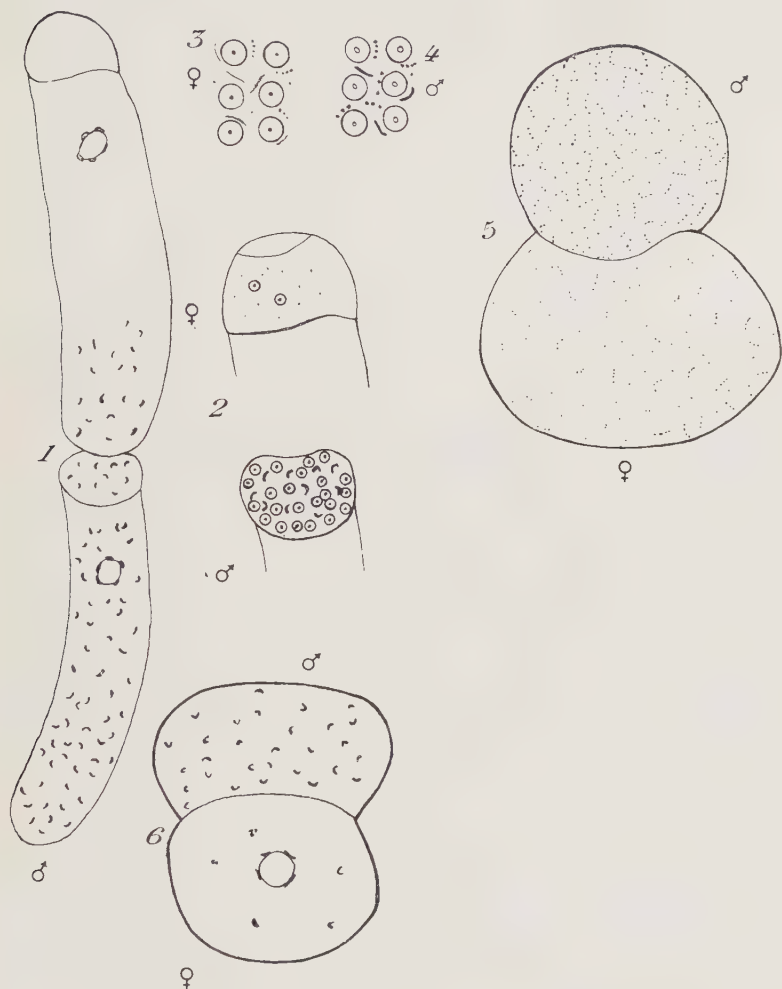


FIG. XXV. — Sexualisation du cytoplasme de *G. polymorpha*. — 1, syzygie, éléments de Golgi; 2, protomérîte du primate avec chondriome et protomérîte du satellite (éléments de Golgi, paraglycogène); 3 et 4 portions des cytoplasmes deutomérîtiques ♀ et ♂ (chondriome, paraglycogène); 5 et 6, débuts d'enkystements; 5, chondriomes, 6, éléments de Golgi. 1 $\times$ 700; 2, 5, 6, $\times$ 1000; 3 et 4, $\times$ 2000.

de cette vacuole, où semble se résorber ensuite la masse vitelloïde? Tous ces faits sont encore à élucider. Le complexe : noyau femelle

et masse vitelloïde, devenu ensuite noyau et vacuole, constitue une masse d'attraction polarisant les éléments de plus faible taille qui l'entourent. Autour de la vacuole, vont venir s'installer des corpuscules de paraglycogène et des granules mitochondriaux. L'apparition d'une membrane, autour du complexe ainsi aggrandi, localise le territoire protoplasmique dont l'évolution ultérieure donnera l'œuf.

Rien de comparable ne peut être réalisé par le noyau mâle. Les divers éléments cytoplasmiques, à proximité de lui, sont tous de faible taille; aucun complexe analogue à celui qui est à l'origine de l'œuf n'est possible ici. Comment les divers éléments cytoplasmiques participent-ils à la genèse du spermatozoïde? Le rôle des éléments de Golgi apparaît le plus nettement; il semble ici plus important que dans la genèse de l'œuf. Ce fait est en corrélation avec la plus grande richesse en éléments de Golgi, qui se manifeste, chez la Grégarine mâle, au cours de la sexualisation du cytoplasme.

La période de rapprochement des sporadins qui précède l'enkystement est de courte durée, chez *Nina gracilis*. Les Grégarines qui se rapprochent procèdent immédiatement aux transformations préparant le kyste, leur maturité sexuelle est donc avancée. Les Grégarines *G. polymorpha* et *G. cuneata* ont, au contraire, une longue période de la vie, pendant laquelle les accouplements existent, sans qu'aucune transformation profonde des sporadins associés ne s'effectue. Ces types se prêtent bien à l'étude des caractères de sexualisation de la phase sporadin.

IV. — GREGARINA POLYMORPHA.

1. *Grégarines en syzygie*. — Les différences cytoplasmiques des deux individus d'un même couple portent sur les protomérîtes et sur les deutomérîtes.

A) *Protomérîtes*. — La lentille antérieure protoméritique du primate existe toujours. Dans le satellite, cette lentille n'est pas toujours visible. Cette différence ne peut être considérée comme un caractère de sexualisation; elle est une simple conséquence de la position particulière du satellite, qui rend parfois sa partie antérieure difficile à distinguer. Les différences entre les protomérîtes n'en sont pas moins profondes.



FIG. XXVI. — Sexualisation du cytoplasme de *G. cuneata*. — 1 et 2, chondriomes et éléments de Golgi. 1, syzygie; 2, kyste. — 3, 4 et 5, *Steinina ovalis*: 3, accouplements; 4 et 5, portions de cytoplasmes ♂ et ♀ de deux sporadins rapprochés (paraglycogène, chondriomes, réserves albuminoïdes); 1 $\times$ 800; 2 et 3 $\times$ 1000; 4 et 5 $\times$ 2000.

Le protomérite du primate renferme peu de paraglycogène (2 ou 3 sphérules) et ne contient pas d'éléments de Golgi. Celui du satel-

lite est, au contraire, abondamment pourvu de ces deux éléments; il a des affinités fuchsinophiles nettes, en relation probable avec sa richesse en éléments de Golgi.

B) *Deutomérites*. — *Le chondriome*. — Le chondriome du primate a des affinités éosinophiles et prend la fuchsine acide après les fixateurs qui conservent les éléments de Golgi. Celui du satellite est au contraire basophile et présente des affinités si nettes pour l'acide osmique, qu'il ne se colore pas par la fuchsine après une longue fixation osmique.

Cette affinité particulière rend très difficile la distinction entre les mitochondries et l'appareil de Golgi, dans un satellite de *G. polymorpha*, si on s'en tient à cette seule méthode pour établir la séparation entre ces deux éléments.

Le chondriome du satellite, qui est la Grégarine mâle, est plus riche en phosphore. Il est constitué par des éléments légèrement plus épais que ceux du primate, Grégarine femelle.

Ces différences se retrouvent dans le kyste où l'on peut distinguer le chondriome basophile et plus phosphoré du satellite, d'un chondriome oxyphile, à affinités colorantes faibles, à éléments plus fins, qui vient du primate.

L'appareil de Golgi. — Il y a des éléments de Golgi bordant le noyau de chacune des deux Grégarines en syzygie, mais la répartition de ces éléments dans les cytoplasmes respectifs des associés est fort différente. Ils sont localisés à la partie postérieure du primate, tardis qu'ils envahissent le cytoplasme des deux segments du satellite.

Dans le kyste nous retrouvons des différences semblables; la Grégarine mâle possède des éléments de Golgi beaucoup plus abondants que la Grégarine femelle.

Les lipoïdes et les graisses. — On a vu plus haut que le primate de *G. polymorpha* renferme plus de lipoïdes que le satellite. La différence est plus accusée dans le kyste, la Grégarine femelle ayant des vésicules lipoïdes plus nombreuses et plus osmiophiles.

Les réserves albuminoïdes. — Ces réserves sont peu abondantes chez *G. polymorpha*, il en résulte que les différences entre les deux sexes sont peu accusées. Le primate a quelques corpuscules albumi-

noïdes de plus grande taille que ceux du satellite et dans le kyste, la femelle est un peu plus riche en albuminoïdes que le mâle.

Le paraglycogène. — Les éléments de paraglycogène ont à peu près la même taille dans les deux Grégarines. Il y a une légère différence en faveur du primitive. Cette différence pourrait être considérée comme une conséquence de la plus grande taille que présente le primitive. C'est l'interprétation que j'en ai donné tout d'abord (1924). Ayant constaté depuis que dans les syzygies constituées par des individus de même grandeur, la différence de taille des corpuscules de paraglycogène existe en faveur du primitive, je la considère aujourd'hui comme un signe de sexualisation du cytoplasme.

2. Sexualisation cytoplasmique des céphalins.

Les différences cytoplasmiques sexuelles décrites dans *G. polymorpha* sont analogues à celles de *Nina gracilis*; le phénomène d'accouplement des Grégarines est une conséquence des différences chimiques que présentent les sporadins par la sexualisation de leur cytoplasme. Cette sexualisation se dessine déjà au stade céphalin pour les deux espèces de Grégarines, mais dans *G. polymorpha*, elle apparaît surtout nette par l'examen des éléments de Golgi. Les céphalins mâles ont un protomérite à nombreux éléments de Golgi, les céphalins femelles ont au contraire un protomérite dépourvu de ces éléments.

L'hétérogamie de *G. polymorpha*, comme d'ailleurs celle de *Nina gracilis*, sont plus précoces qu'on ne pouvait le supposer jusqu'à ce jour. Ces Grégarines sont différenciées sexuellement dès le stade céphalin.

V. — GREGARINA CUNEATA.

Le matériel traité pour la recherche des lipoides dans cette Grégarine n'a pas été favorable et je n'ai pu étudier la sexualisation du cytoplasme au point de vue de cette réserve. Pour les autres éléments du cytoplasme, les résultats obtenus sont semblables à ce qui a été décrit pour *G. polymorpha*. Dans les syzygies, le protomérite du primitive, qui est la Grégarine femelle, est dépourvu d'éléments de Golgi et renferme peu de paraglycogène alors que ces deux constituants sont assez abondants dans le protomérite du satellite, Grégarine mâle.

Le chondriome du mâle est basophile, plus riche en phosphore et présente des affinités colorantes plus marquées et plus nombreuses que celles du chondriome de la femelle qui est oxyphile. Le mâle est plus riche en éléments de Golgi. Les éléments de paraglycogène ont comme dans *G. polymorpha* une taille voisine dans les deux associées; quand on peut apprécier une légère différence de taille dans les corpuscules, elle est en faveur de la Grégarine femelle. Les différences dans les réserves albuminoïdes sont du même ordre que celles de *G. polymorpha*.

Tous ces caractères de sexualisation se retrouvent dans les Grégarines enkystées. Quelques différences, notamment la teneur en éléments de Golgi plus grande chez le mâle, sont déjà appréciables chez les céphalins. L'hétérogamie existe donc dès ce stade, comme pour les deux espèces étudiées.

VI. — STEININA OVALIS.

Les caractères de sexualisation cytoplasmique sont les mêmes que ceux décrits dans *G. cuneata* et *G. polymorpha*; je m'arrêterai seulement aux éléments pour lesquels la différenciation sexuelle s'est révélée plus prononcée. Aux différences chimiques entre les chondriomes, qui sont nettes et du même ordre que celles des autres Grégarines, il faut ajouter une inégalité dans la répartition de ces éléments qui est ici bien marquée : ils sont plus nombreux et légèrement plus épais dans la Grégarine mâle. La taille des corpuscules de paraglycogène n'est pas la même dans les deux sexes; ils atteignent 2 μ , 3 chez la femelle, 1 μ , 7 chez le mâle. Au contraire, la teneur en éléments de Golgi qui est comme toujours en faveur du mâle présente ici des différences moins prononcées que dans *G. polymorpha*. Tous les caractères de sexualisation indiqués se retrouvent dans les Grégarines enkystées.

VII. — STYLORYNCHUS LONGICOLLIS.

Avant cette étude, on pouvait déjà supposer que, parmi les espèces étudiées ci-dessus, les Grégarines du *Tenebrio* étaient des types manifestant une certaine anisogamie. Les caractères de sexualisation, décrits plus haut, pouvaient donc avoir seulement



FIG. XXVII. — Sexualisation du cytoplasme de *Stylorynchus longicollis*. — 1 et 2, portions de cytoplasmes de sporadins ♂ et ♀ rapprochés (paraglycogène, albuminoïdes). 3, début d'enkystement (chondriomes, centres de paraglycogène). 4, kyste (éléments de Golgi, chondriomes, sphérules de paraglycogène); 1 et 2 $\times 2000$; 3, $\times 1200$; 4 $\times 800$.

une portée restreinte et représenter les manifestations d'un état de différenciation sexuelle, particulier à des espèces à tendance ani-

sogame. Si, cependant, parmi les différenciations cytoplasmiques, certaines ont un caractère plus général, on doit les retrouver dans les Grégarines considérées, jusqu'à ce jour, comme réalisant des types à isogamie cytoplasmique parfaite, dans les sporadins qui s'accouplent.

Stylorynchus longicollis est précisément un de ces types et c'est ce qui a fixé le choix de cette espèce comme matériel de recherches.

L'anisogamie des sporadins de *Stylorynchus* se manifeste par plusieurs caractères :

1. *Chondriome.*

La Grégarine mâle a un chondriome basophile, formé de chondriocontes et chondriomites légèrement plus courts, un peu plus épais et plus abondants que dans la Grégarine femelle. Ces éléments ont, en outre, des affinités colorantes plus nombreuses et plus marquées dans le mâle. L'oxypylie du chondriome femelle existe, mais elle est moins prononcée que dans les autres espèces étudiées. Les plages à caractère amphophile sont plus fréquentes que dans *Nina*. Par le chondriome, *Stylorynchus* se présente comme une Grégarine dont l'anisogamie est peu prononcée.

2. *Appareil de Golgi.*

L'appareil de Golgi nous donne des conclusions analogues; toutefois les sporadins mâles ont des éléments de Golgi plus abondants, leur protomérite, en particulier, est nettement plus riche en ces éléments que celui des Grégarines femelles.

3. *Réserves albuminoïdes.*

Les réserves albuminoïdes, qui sont assez abondantes dans cette Grégarine, forment une masse plus importante dans la femelle. Alors que, chez le mâle, les corpuscules de ces réserves n'atteignent pas la taille des sphérules de paraglycogène, il y a dans la femelle des corpuscules albuminoïdes atteignant 3 μ . Ce sont là les futures réserves vitelloïdes.

4. *Paraglycogène.*

La taille des sphérules de paraglycogène est différente suivant le sexe : dans la femelle elles peuvent atteindre 2 μ , 5; dans le mâle les plus grosses ont rarement 2 μ .

5. *Hyaloplasme.*

Par suite de la différence de taille des éléments de réserve, la trame alvéolaire dessine un réseau à mailles plus serrées dans le mâle que dans le cytoplasme de la femelle.

Toutes les différences cytoplasmiques se retrouvent dans les Grégarines enkystées, mais la prédominance des éléments de Golgi dans le mâle y est encore plus accentuée¹.

CHAPITRE XIII

LES CARACTÈRES CYTOPLASMIQUES DE LA SEXUALITÉ
DANS LES COCCIDIES

I. — AGGREGATA EBERTHI.

1. *Le chondriome.*

Le chondriome du microgamétocyte est constitué par des éléments basophiles, légèrement plus épais, plus courts, plus nombreux, à affinités colorantes plus marquées. Le chondriome du macrogamète est oxyphile et a peu d'affinités pour les colorants.

2. *Les lipoïdes et les graisses.*

On a vu, par l'étude de ces réserves (chap. VII), que les différences entre les réserves lipoïdes des gamontes s'accroissent au cours de l'évolution. Elles sont plus abondantes dans la Coccidie femelle, atteignent une plus grande taille et évoluent jusqu'au stade grasse.

1. POISSON (R.) ET RÉMY (P.) (*Arch. zool. exp. et gén.* 1925 t. 64 N. et R. p. 21) retrouvent, dans la Grégarine *Cephaloidophora orchestiae*, des caractères de sexualisation cytoplasmique semblables à ceux que j'ai indiqués dans les espèces étudiées ci-dessus (JOYET-LAVERGNE. 1924 c. e. f.).

Les réserves du gamonte mâle conservent leur qualité lipoïde jusqu'à la fin de l'évolution.

3. *Le paraglycogène.*

Les corpuscules de paraglycogène atteignent une plus grande taille dans le macrogamète.

4. *Le hyaloplasme.*

Les corpuscules de réserves atteignant une plus grande taille dans le macrogamète, le hyaloplasme dessine un réseau à alvéoles plus grandes dans le gamonte femelle que dans le microgamétocyte.

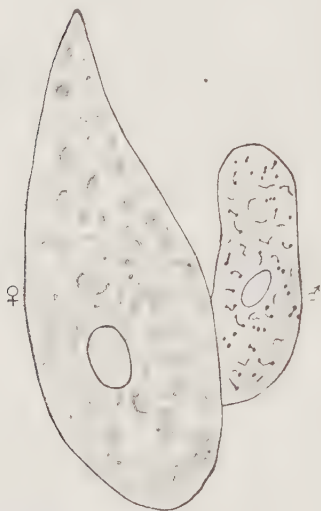


FIG. XXVIII. — Sexualisation du cytoplasme d'*Adelina dimidiata*; chondriomes et réserves albuminoïdes.

II. — *ADELINA DIMIDIATA.*

On trouve entre les divers éléments des gamontes d'*Adelina* : chondriome, lipoïdes et graisses, paraglycogène, hyaloplasme, des différences analogues à celles que présentent les gamontes d'*Aggregata*, je ne répéterai pas ici la description faite à ce sujet. Toutefois, si les différences chimiques entre les chondriomes des gamontes ne sont pas plus accentuées que dans *Aggregata*, les différences morphologiques sont

plus grandes. Il en est de même de la différence de taille entre les corpuscules de réserves. Ces caractères d'une anisogamie morphologique plus accentuée chez *Adelina* sont en relation avec la différence de taille entre le macrogamète et le microgamétocyte de cette Coccidie.

CHAPITRE XIV

ÉTUDE CRITIQUE DES CARACTÈRES DE SEXUALISATION
DU CYTOPLASME

I. — CLASSIFICATION DES CARACTÈRES.

On peut diviser les caractères de sexualisation du cytoplasme des Sporozoaires en trois catégories :

1. *Caractères particuliers aux Grégarines.*

Ces caractères sont liés aux signes de morphologie et d'évolution particuliers à ce groupe. Les caractères de sexualisation du proto-mérite ne peuvent se retrouver chez les Coccidies qui ne présentent aucune formation analogue. La présence du mucus dans le mâle de *Nina* est en relation avec le mode d'enkystement propre aux Grégarines.

2. *Caractères dont la généralité n'a pas encore été démontrée.*

La prédominance des éléments de Golgi, si caractéristique du cytoplasme mâle chez les Grégarines, n'a pas été encore nettement distinguée chez les Coccidies. Ce résultat négatif, qui tient peut-être à un défaut de technique ou de matériel, n'exclut pas la possibilité de l'existence d'une telle différence.

3. *Caractères communs aux deux groupes.*

Ces caractères portent sur : 1° le chondriome; 2° les lipoïdes et les graisses; 3° la taille des corpuscules de réserves; 4° la disposition du hyaloplasme; 5° les réserves vitelloïdes; 6° les réactions générales du cytoplasme.

Leur énumération montre que la sexualisation du cytoplasme est tout à fait analogue dans les deux groupes de Sporozoaires. Mais ces divers caractères peuvent fort bien, parfois, traduire simplement des manifestations distinctes d'une même différence.

C'est ainsi que la disposition du hyaloplasme, dessinant des mailles plus larges dans le cytoplasme femelle, est liée à la plus grande

taille des corpuscules de réserve qui se manifeste fréquemment dans ce sexe. La genèse des réserves vitelloïdes est en relation étroite avec l'évolution des lipoïdes.

Dans les réactions générales du cytoplasme, si l'éosinophilie du cytoplasme femelle est en partie liée à l'oxyphilie du chondriome, elle dénote aussi une qualité particulière du hyaloplasme; mais il est difficile, dans cette réaction globale, de distinguer ce qui revient à chacun de ces constituants.

L'affinité particulière du cytoplasme du gamonte mâle pour le bleu de méthylène, qui se manifeste si nettement dans *Nina gracilis* et *Aggregata eberthi*, est une manifestation de la différence de chimisme des cytoplasmes, liée à l'évolution différente des lipoïdes suivant le sexe.

La lipogenèse, qui apparaît dans le cytoplasme femelle, est en relation avec l'existence d'un milieu cytoplasmique réducteur, la décoloration presque totale du bleu de méthylène, qui se manifeste dans ce sexe, traduit simplement, par la formation de leucodérivés, l'existence de cette qualité réductrice du cytoplasme. Dans le mâle, où ces conditions de milieu ne sont pas réalisées, le bleu de méthylène n'est pas décoloré. Le noyau, organe des oxydations, conserve toujours, quel que soit le sexe, ses affinités pour le colorant.

Ainsi, les diverses manifestations de sexualisation du cytoplasme, communes aux Grégarines et aux Coccidies, se groupent autour de trois caractères, qu'on peut considérer comme les caractères fondamentaux de la sexualisation cytoplasmique des Sporozoaires. Ces caractères concernent : 1° la taille des corpuscules de réserves; 2° le chondriome; 3° l'évolution des lipoïdes et graisses. Peut-on trouver, dans la littérature cytologique, des faits nous permettant de comprendre la portée et la signification de ces caractères?

II. — INTERPRÉTATION DES CARACTÈRES FONDAMENTAUX DE LA SEXUALISATION CYTOPLASMIQUE DES SPOROZOAIRES.

1. *La grosseur des corpuscules de réserves.*

Ce caractère, qui porte sur les diverses catégories d'éléments de réserves, est parfois peu marqué, mais la différence de taille des

corpuscules est toujours en faveur du cytoplasme femelle. On trouve des sphérules de paraglycogène et des corpuscules albuminoïdes plus gros dans les Grégarines femelles de *Steinina* et *Stylorynchus*, espèces d'apparence nettement isogame. Le caractère de la taille des éléments de réserve, étant ainsi indépendant des conditions morphologiques et des conditions de milieu, est un caractère fondamental et primitif de la sexualisation du cytoplasme des Sporozoaires.

2. La sexualisation du chondriome.

Chez les Sporozoaires, les différences entre les chondriomes des deux sexes sont de faible intensité mais de sens constant, elles sont d'ordre morphologique et d'ordre chimique.

Les différences morphologiques portent : 1^o sur le nombre : les éléments du chondriome mâle sont plus abondants; 2^o sur la taille : les chondriosomes et chondriomites du mâle sont plus trapus, ils sont parfois plus courts mais toujours plus épais, d'une façon générale légèrement plus volumineux que les éléments du chondriome de la femelle.

Les différences chimiques sont les suivantes : le chondriome du mâle est basophile, plus riche en phosphore, il peut fixer le fer, l'argent, l'osmium, la fuchsine, plus énergiquement que le chondriome de la femelle. D'une façon générale, il a des affinités colorantes plus nombreuses et plus intenses que celles du chondriome femelle. Ce dernier, tout en étant oxyphile, manifeste une certaine indifférence et atonie chimique vis-à-vis des matières colorantes.

Ce sont là évidemment les manifestations diverses de l'état chimique particulier à chaque chondriome. Faut-il rattacher les qualités chimiques du chondriome mâle à sa plus grande teneur en phosphore? Les progrès de la chimie permettront un jour de remplacer les qualités encore vagues, énumérées ci-dessus, par un terme précis qui les expliquera toutes.

Les différences sexuelles entre les chondriomes n'ont pas été signalées chez d'autres Protozoaires. **Fauré-Fremiet** (1909) donne un caractère général du chondriome des Protozoaires qu'il a étudiés; il le rapproche de celui des cellules sexuelles mâles. Ce chondriome

prend mieux la fuchsine que l'orange G. après les fixateurs chimiques. Les mitochondries des cellules sexuelles femelles ont, au contraire, plus d'affinité pour l'orange G. L'auteur fixe ainsi un caractère chimique de sexualisation du chondriome pour les Méta-zoaires.

Regaud (1909) constate que les mitochondries des spermies sont colorées en noir intense par l'hématoxyline ferrique, alors que celles des auxocytes sont peu colorées.

Les études sur l'*Ascaris megalocephala* vont nous donner d'autres termes de comparaison. Aucun des auteurs de ces recherches ne s'est placé au point de vue qui nous intéresse ici, mais en se préoccupant de suivre le sort des mitochondries de chacun des éléments de la fécondation, les auteurs ont été amenés à préciser les caractères distinctifs du chondriome de chaque sexe. C'est ainsi que **Meves** (1911) montre que les mitochondries du spermatozoïde sont nettement plus grosses que celles de l'ovule.

De l'examen des figures données par l'auteur (Taf. 27, 28), on peut conclure que le chondriome du spermatozoïde constitue une masse, relativement plus importante, par rapport au cytoplasme mâle, que la masse du chondriome femelle, par rapport à l'œuf. Ce sont là des différences morphologiques analogues à celles qui existent dans les Sporozoaires, mais chez l'*Ascaris*, elles sont beaucoup plus prononcées.

D'autres recherches, sur le même matériel, vont nous montrer des différences chimiques entre les chondriomes de chacun des éléments sexuels. **Romeis** (1913) insiste surtout sur la stabilité particulière aux mitochondries du spermatozoïde. **Held** (1917), en colorant par l'hématoxyline au molybdate et la fuchsine, distingue les granules de l'œuf, colorés en noir ou en jaune, des granules mitochondriaux du spermatozoïde, colorés en rouge. **Bronte-Gatenby** (1919), p. 456, trouve que les mitochondries du spermatozoïde ne se colorent pas aussi brillamment en rouge que l'indique **Held**.

Giroud (1925) n'a pu colorer le chondriome du spermatozoïde par la fuchsine d'Altmann, mais il reconnaît que ce chondriome se colore avec intensité par l'hématoxyline au fer. En résumé, les mitochondries du spermatozoïde diffèrent chimiquement des mito-

chondries de l'œuf. Cette différence se manifeste, en particulier, par les affinités chimiques plus puissantes du chondriome mâle qui retient bien le fer ou la fuchsine.

Les différences chimiques, comme d'ailleurs les différences morphologiques, entre les chondriomes des cellules sexuelles de l'*Ascaris* sont analogues aux différences indiquées entre les chondriomes des Sporozoaires. Quelle est leur signification?

L'étude de l'*Ascaris*, pas plus d'ailleurs que l'étude des Sporozoaires du type *Adelina*, ne pourraient nous renseigner à ce sujet. Quand des cellules sont différentes morphologiquement, les différences de leurs chondriomes peuvent fort bien être simplement liées à la dissemblance morphologique initiale. L'étude de l'*Aggregata* et des Grégarines d'apparence isogame permet de donner l'interprétation des différences entre les chondriomes des cellules sexualisées. Ce sont des différences fondamentales, qui, marquant un caractère du chondriome indépendant de la différenciation morphologique et de l'influence du milieu, doivent être considérées comme des manifestations directes et primitives de la sexualisation du cytoplasme.

3. *L'évolution des lipôides et des graisses.*

Pour les Sporozoaires dont l'histoire des lipôides et des graisses a été suivie, aux diverses phases du cycle de l'espèce, on a vu que l'accumulation de ces réserves s'effectue graduellement et parallèlement à l'acquisition de la maturation sexuelle du gamonte. **Vaney et Maignon** (1906), dans leurs recherches sur le Ver à soie, concluent que « la grande majorité de la graisse se trouve localisée dans les œufs, car ces derniers renferment 4,22 p. 100 de cette substance, alors que l'animal entier n'en contient que 2,8 p. 100. » Les travaux de **Terroine et Barthélémy** (1921, 1923) nous montrent des faits comparables chez les Vertébrés. Lors de la maturation de l'ovaire de *Rana fusca*, il y a accumulation progressive, dans cet organe, des réserves de graisse fabriquées par l'organisme pendant la période estivale. L'ovaire arrive à contenir une quantité de ces réserves, supérieure à celle renfermée dans la masses des autres tissus. Après la ponte, la teneur en matières grasses de l'organisme, est devenue très faible.

Dans les diverses espèces de Sporozoaires étudiées, l'évolution des réserves lipoides et grasses s'est montrée tellement différente suivant le sexe examiné, qu'il n'a pas été possible d'en faire, comme pour tous les autres éléments du cytoplasme, une étude générale, sans tenir compte de la sexualité. Les lipoides de la femelle, constitués par des éléments plus abondants et de plus grande taille, évoluent jusqu'au stade grasse, ceux du mâle, ne dépassant pas la phase lipuide. Les auteurs ont fait des constatations analogues pour des espèces très différentes.

Russo (1907, 1909, 1912) distingue chez la Lapine deux sortes d'œufs : les uns du type anabolique, riches en lécithine, donneront des femelles; les autres du type catabolique, pauvres en lécithine, donneront des mâles. Par des injections de solutions de lécithine à des Lapines, l'auteur a pu augmenter notablement la proportion des femelles dans la progéniture.

Van der Stricht (1911), étudiant la vitellogénèse dans l'ovule de Chatte, trouve également deux sortes d'œufs et dit : « Cette différence dans la quantité de grasse, pour des ovules arrivés au même stade de leur évolution, nous paraît avoir une importance capitale dans la détermination du sexe » (p. 434).

Fauré-Fremiet (1913) montre que, dans l'*Ascaris megalcephala*, « les jeunes oocytes possèdent, dans une région déterminée de leur cytoplasme, une réserve grasseuse... tandis que les spermatocytes ne renferment à ce stade que quelques rares globules gras » (p. 486).

Si on rapproche ces divers résultats de ceux obtenus dans l'étude des Sporozoaires, il semble rationnel d'admettre, comme hypothèse de recherches, la proposition suivante : Un des caractères de la sexualisation du cytoplasme serait une différence dans la teneur en lipoides ou en grasses des éléments qui donneront les gamètes; en particulier, l'enrichissement en grasses, à un stade de l'évolution, serait un signe d'orientation vers le sens femelle. Il serait vain, toutefois, de chercher à se dissimuler la complexité du problème du déterminisme du sexe que nous venons d'aborder.

Vaney et Maignon (1906) montrent que, chez le Ver à soie, « les mâles, chrysalides et adultes sont plus riches en grasse que les femelles. » Ce résultat n'est pas nécessairement en contradiction avec l'hypothèse de travail énoncée plus haut. Les auteurs ont en

effet comparé deux organismes. Mais la teneur en lipoides et graisses des éléments sexuels, qui seule nous intéresse ici, comme terme de comparaison peut être très différente de la richesse de l'organisme total en ces mêmes substances. D'autre part, étudiant la genèse des cellules sexuelles de *Helix aspersa*, **Bronte-Gatenby** conclut que le noyau est le seul élément responsable de l'orientation du sexe : « I conclude that the plasmatic elements do not influence the nucleus in this matter » (p. 601, 1917). Cette conclusion du savant cytologiste ne semble pas comporter une grande généralisation. Il est d'ailleurs très probable que les limites, que nous établissons entre le noyau et le cytoplasme, ne correspondent pas toujours rigoureusement aux mêmes formations dans les diverses cellules.

J'ai montré, plus haut, l'influence du cytoplasme sur la genèse des gamètes de *Nina*, et de l'étude des Sporozoaires se dégage l'impression que, lorsque la sexualité apparaît dans une cellule, elle en imprègne, en quelque sorte, tous les éléments.

Parmi les constituants du cytoplasme, ceux qui traduisent le plus nettement cette sexualisation sont : le chondriome et les réserves lipoides et vitelloïdes. L'appareil de Golgi, par sa prédominance chez le mâle, marque également un caractère important. Il y aurait intérêt à rechercher si ce dernier caractère différentiel présente une certaine généralité. Le problème proposé est intéressant, tant au point de vue du déterminisme du sexe, qu'au point de vue de l'interprétation du rôle, encore si peu connu, de l'appareil de Golgi.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je ne reprendrai pas ici le résumé des conclusions de chacune des parties de ce travail, j'essayerai simplement de dégager de ces conclusions quelques-uns des résultats les plus généraux qu'elles comportent en distinguant, parmi ces résultats, ceux qui concernent plus particulièrement la Protistologie de ceux qui intéressent la Cytologie.

A. CONCLUSIONS RELATIVES A LA PROTISTOLOGIE

I. — L'ANALOGIE DE STRUCTURE ENTRE LES GRÉGARINES
ET LES COCCIDIES.

Aucune substance fondamentale ne sépare le cytoplasme des Grégarines de celui des Coccidies. On peut distinguer, dans le cytoplasme de l'un et l'autre de ces deux groupes, six éléments : 1^o le hyaloplasme; 2^o le chondriome; 3^o l'appareil de Golgi; 4^o le paraglycogène; 5^o les réserves lipoïdes et les graisses; 6^o les réserves albuminoïdes.

Les caractères chimiques et morphologiques ainsi que l'évolution de chacun de ces éléments se sont révélés assez semblables dans les deux groupes de Sporozoaires.

Les différences cytoplasmiques liées à la sexualité présentent également une très grande analogie.

La parenté des Grégarines et des Coccidies est donc plus intime qu'on ne pouvait le supposer.

II. — LES DIFFÉRENCES ENTRE LES GRÉGARINES ET LES COCCIDIES;
LA POSITION DES AGGRÉGATIDÉS.

L'évolution du chondriome est plus rapide chez les Coccidies que dans les Grégarines. Ces dernières conservent plus longtemps les caractères primitifs de cette formation.

Une remarque analogue peut être faite pour l'évolution des réserves lipoïdes; elles acquièrent rapidement leurs caractères de vésicules dans les jeunes Coccidies, leur évolution est plus lente au cours de la croissance chez les Grégarines. Cette différence est liée à des conditions de milieu; la nutrition du Sporozoaire intracellulaire s'effectue avec des modalités d'absorption différentes de celles du Sporozoaire extracellulaire.

Par les caractères de leurs réserves albuminoïdes, les Aggrégatidés se trouvent plus rapprochés des Grégarines que des Adéléidés. On pourra tenir compte de cette qualité pour établir la phylogénie du groupe.

III. — LES CARACTÈRES PARTICULIERS DU CYTOPLASME D'UN SPOROZOIRE.

Le cytoplasme du Sporozoaire présente une très grande analogie avec celui de certaines cellules de Métazoaires, en particulier avec le cytoplasme des oocytes.

Des expressions, qui ont pu avoir autrefois une certaine utilité, contribuaient, aujourd'hui, à donner au groupe une originalité factice. En débarrassant le cytoplasme des Sporozoaires des étiquettes surannées qui, voilant sa physionomie véritable, cachaient ses analogies profondes, nous lui rendons sa place véritable à côté du cytoplasme des cellules des Métazoaires. Les divers progrès de la cytologie pourront désormais avoir une répercussion plus immédiate sur l'étude de la cellule du Sporozoaire.

Des divers éléments du cytoplasme, c'est le paraglycogène qui, par ses caractères particuliers et par son abondance dans la cellule, imprime au Sporozoaire la plus grande originalité. C'est donc l'étude de cette substance, de ses caractères chimiques, de son métabolisme qui pourra vraisemblablement nous apporter les renseignements les plus précis sur les qualités caractéristiques de la cellule du Sporozoaire.

IV. — LA SEXUALITÉ.

L'anisogamie cytoplasmique des Grégarines s'est révélée à la fois plus précoce, plus profonde et plus générale qu'on ne pouvait le supposer. Elle se manifeste fréquemment dès le stade céphalin. Elle porte sur les qualités morphologiques, chimiques et sur l'évolution des divers éléments du cytoplasme. Elle existe chez des espèces considérées jusqu'alors comme réalisant une isogamie cytoplasmique parfaite.

La genèse des gamètes nous apparaît comme intimement liée au métabolisme particulier au cytoplasme de chaque sexe.

B. — CONCLUSIONS CYTOLOGIQUES

Les nombreuses analogies, notées au cours de ce travail, entre la cellule des Sporozoaires et diverses cellules de Métazoaires, montrent que des types cellulaires paraissant éloignés les uns des autres présentent, tant par leur morphologie, que par les caractères chimiques de leurs constituants, des ressemblances profondes.

L'étude de ces caractères communs d'organisation paraît devoir être fort importante pour la compréhension de la Biologie cellulaire.

Au point de vue physiologique, on trouve également des analogies. Il y a une grande ressemblance entre les phénomènes d'absorption du céphalin de Grégarine et l'absorption dans la cellule intestinale d'un Vertébré.

En ce qui concerne les Sporozoaires, on peut interpréter ces phénomènes en rattachant assez simplement le mécanisme de la nutrition à la spécificité cellulaire.

L'étude des Grégarines d'apparence isogame, en montrant que certains caractères généraux de la sexualisation du cytoplasme sont des caractères fondamentaux et primitifs, permet de poser le problème du déterminisme du sexe sous un aspect nouveau et assez précis :

Les caractères de sexualisation du cytoplasme des Sporozoaires qui portent : 1^o sur les chondriomes, 2^o sur l'évolution des réserves lipoides et des graisses, 3^o sur l'appareil de Golgi, présentent-ils une certaine généralité, en cytologie et quelle en est la signification?

Montpellier 26 juin 1925.

Index bibliographique.

- 1916 (a) ALEXIEFF (A.). — Mitochondries chez quelques Protistes; mitochondries, glycoplastes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIX, p. 1072.
- 1916 (b) ALEXIEFF (A.). — Mitochondries chez quelques Protistes; mitochondries, glycoplastes et adipoplastes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIX, p. 1076.
- 1894 ALTMANN (R.). — *Die elementaren Organismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*, Leipzig.
- 1920 ATHIAS. — Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire des Cheiroptères. *Arch. de Biologie*, t. XXX.
- 1924 (a) AVEL M. — Sur l'appareil de Golgi dans les hématies de Grenouille. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 792.
- 1924 (b) AVEL (M.). — Sur l'appareil de Golgi du rein de la Grenouille et du Triton alpestre. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 794.

- 1925 AVEL (M.). — Vacuôme et appareil de Golgi chez les Vertébrés. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 953.
- 1904 BATAILLON (E.). — Nouveaux essais de parthénogenèse expérimentale chez les Vertébrés inférieurs. *Archiv für Entwickl. d. Organ.*, Bd XVIII.
- 1911 BEAUCHAMP (P. DE). — *Aslasia captiva*, Euglénien parasite du *Catenula lemnæ*. *Arch. zool. exp. et gén.*, 5^e série, t. VI, Notes et revues.
- 1903 BENDA. — Die Mitochondria. *Ergebnisse der Anat.*, Bd XII.
- 1922 BENOIT (J.). — Sur la fixation et la coloration du chondriome. *C. R. Soc. Biol.*, 20 mai 1922.
- 1912 BEREMBERG-GOSSLER (H. VON). — Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos.... *Arch. f. mik. Anat.*, 1912.
- 1924 BERLIN (H.). — Untersuchungen über Monocystideen in den vesiculæ seminales der Schwedischen Oligochaeten. *Arch. f. Protist.*, Bd XLVIII.
- 1906 BEST. — Ueber Karminfarbung der Glykogens und der Kerne. *Zeitschr. f. wissen. Mikr.*, Bd XXIII.
- 1912 BIALKOWSKA (W.) UND KULIKOWSKA (Z.). — Ueber den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten. *Bull. int. Ac. sc. Cracovie*.
- 1922 (a) BOWEN (R.). — On the formation of the sperm in Lepidoptera. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, t. LXVI.
- 1922 (b) BOWEN (R.). — Studies on Insect spermatogenesis II. *Journal of morphology*, XXXVII.
- 1924 BRANCA (A.). — Les canalicules testiculaires et la spermatogenèse de l'Homme. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. LXII.
- 1905 (a) BRASIL (L.). — Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, t. III.
- 1905 (b) BRASIL (L.). — Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. *Arch. zool. exp. et gén.*, 4^e série, t. IV.
- 1917 BRONTE-GATENBY (J.). — The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part II. *Quart. Journ. of mic. sc.*, t. LXII, p. 555.
- 1918 BRONTE-GATENBY (J.). — The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part III. *Quart. Journ. of mic. sc.*, t. LXIII, p. 401 et p. 445.
- 1919 (a) BRONTE-GATENBY (J.). — The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part V. *Quart. Journ. of mic. sc.*, t. LXIII.
- 1919 (b) BRONTE-GATENBY (J.). — The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part VII. *Quart. Journ. of mic. sc.*, t. LXIV.
- 1920 BRONTE-GATENBY AND WOODGER. — On the origine of the Golgi apparatus on the middle-piece of the Ripe sperm of *Cavia* and the development of the acrosome. *Quart. Journ. of mic. sc.*, t. LXV.
- 1870 BÜTSCHLI (O.). — Notiz über das Vorkommen einer dem Amyloid verwandten Substanz in einigen niederen Tieren. *Arch. f. Anat. und Phys.*, 1870, p. 362.
- 1880 BÜTSCHLI (O.). — Sporozoa. *Bronn's Thier Reich*, Bd I.
- 1885 BÜTSCHLI (O.). — Bemerkungen über einen dem Glykogen verwandten Körper in den Gregarinen. *Zeitschr. für Biologie*, Bd XXI.
- 1904 CAJAL (S.-R.). — El aparato tubuliforme de l'epithelio intestinal de los Mamíferos. *Trab. del. Lab. de Inv. Biol., Madrid*, t. III.
- 1912 CAJAL (S.-R.). — Formula de fijecion para la demostracion facil del aparato reticular de Golgi y apuntes sobre la disposicion de dicho aparato en la retina. *Trab. del Lab. de Inv. Biol., Madrid*, t. X.
- 1914 CAJAL (S.-R.). — Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticular de Golgi. *Trab. del Lab. de Inv. Biol., Madrid*, t. XII.
- 1902 CECCONI (J.). — De la sporulation de la *Monocystis agilis*. *Arch. anat. mic.*, t. V, p. 122.
- 1905 CECCONI (J.). — Sur l'*Anchorina sagittata* parasite de la *Capitella capitata*. *Arch. f. Protist.*, Bd. VI.
- 1911 CHAMPX (C.). — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Arch. anat. mic.*, t. XIII, p. 55.
- 1910 CIACCIO (C.). — Contributo alla distribuzione ed alla fisio-patologia cellulare dei lipoidi. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. V.
- 1912 CIACCIO (C.). — Les lipoides intracellulaires. *Biologie médicale*, 1912.

- 1909 COLLIN (R.) ET LUCIEN (M.). — Observations sur le réseau interne de Golgi dans les cellules nerveuses de Mammifères. *Biblio. anat. 11^e session*.
- 1907 COMES (S.). — Untersuchungen über der Chromidialapparat der Gregarinen. *Arch. f. Protist.*, Bd. X.
- 1895 COUVREUR (E.). — Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le Ver à soie pendant la métamorphose. *C. R. Soc. de Biol.*, 1895.
- 1912 COWDRY (E.-V.). — Mitochondria and other cytoplasmic constituents of the spinal ganglion cells of the Pigeon. *Anat. Record*, t. VI.
- 1914 COWDRY (E.-V.). — The relations of mitochondria and other cytoplasmic constituents of the nerve cells of the Chick. *Americ. Journ. of Anat.* vol. 15.
- 1922 COWDRY (E.-V.). — The reticular material as an indicator of physiologic reversal in secretory polarity in the thyroid cells of the Guinea pig. *Americ. Journ. of Anat.*, XXX.
- 1924 COWDRY (E.-V.). — La signification de l'appareil réticulaire interne de Golgi en physiologie cellulaire. *Bullet. Histol. appliq. à physiol. et path.*, t. I.
- 1907 CUNNINGHAM (J.-T.). — On *Kalpidorynchus arenicolae* a new Gregarine, parasitic in *Arenicola caudata*. *Arch. f. Protist.* Bd. X (199-215).
- 1913 DA COSTA (C.). — Recherches sur l'histophysiologie des glandes surrénales. *Arch. de biol.* t. XXVIII.
- 1920 DA FANO (C.). — Method for the demonstration of the Golgi apparatus in nervous and other tissues. *Journ. of royal mic. Soc.*, n° 251.
- 1921 DA FANO (C.). — On Golgi's apparatus of transplantable tumour cells. *Seventh scientific Rep. of the Imp. Cancer Fund*.
- 1923 DA FANO (C.). — On Golgi's internal apparatus in spontaneously absorbing Tumour cells. *Quart. Journ. of mic. sc.*, vol. LXVII.
- 1922 DA FANO (C.). — On Golgi's internal apparatus in different physiological conditions of the Mammary gland. *Journ. of physiology*, vol. LVI.
- 1912 DEINEKA. — Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel und Bindegewebszellen. *Anat. Anz.*, 1912.
- 1924 DERRIEN (E.) ET TURCHINI (J.). — De la caractérisation cytochimique des enclaves albuminoïdes. *Bull. soc. sc. med. et biol.*, Montpellier, 1924.
- 1907 DOBELL (C.). — Observations on the life history of *Adelea ovata*. *Proc. roy. soc.*, LXXIX.
- 1909 DOBELL (C.). — Chromidia and the binuclearity hypotheses, a review and a criticism. *Quart. Journ. of mic. sc.*, 1909.
- 1925 DOBELL (C.). — The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. *Parasitology*, vol. XVII, 30 mars 1925.
- 1904 DRZEWIECKI (W.). — Ueber vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen. *Arch. f. Protist.*, Bd. III.
- 1907 DRZEWIECKI (W.). — Ueber vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen II. *Stomatophora coronata*. *Arch. f. Protist.*, Bd. X.
- 1918 DUBOSCQ (O.). — *Selysina perforans* Dub. Description des stades connus du Sporozoaire de *Stolonica*.... *Arch. zool. exp. et gen.*, t. LVIII.
- 1925 DUBOSCQ (O.) ET GRASSÉ (P.). — L'appareil parabasal des Flagellés et sa signification. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 477.
- 1911 *a* DUBREUIL (G.). — Le chondriome des globules blancs mononucléés. *Bibliog. Anat.*, 1911.
- 1911 *b* DUBREUIL (G.). — Transformation directe des mitochondries et des chondriosomes en graisse, dans les cellules adipeuses. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXX, p. 265.
- 1913 DUBREUIL (G.). — Le chondriome et le dispositif de l'activité sécrétoire. *Arch. anat. micr.*, t. XV.
- 1912 DUESBERG. — Plastosomen « apparato reticolare interno » und Chromidialapparat. *Ergebn. der Anat. u. Entwick.* Bd XX.
- 1912 *a* FAÑAÑAS (J.-R.). — El aparato endocellular de Golgi de la mucosa y bulbos olfactorios. *Trad. del Lab. de Invest. biol.*, t. X.
- 1912 *b* FAÑAÑAS (J.-R.). — Nota preventiva sobre el aparato reticular de Golgi del embrión de Pollo. *Trab. del. Lab. de Invest. biol.*, t. X.
- 1910 FAURÉ FREMIET (E.). — Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. *Arch. anat. micr.*, t. XI.

- 1911 FAURÉ-FREMIET (E.). — Appareil nucléaire, chromidies, mitochondries. *Arch. f. Protist.*, Bd. XXI.
- 1913 FAURÉ-FREMIET (E.). — Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. anat. mic.*, t. XV.
- 1924 FAURÉ-FREMIET (E.). — L'œuf de *Sabellaria alveolata* L. *Thèses de Paris*.
- 1910 FAURÉ-FREMIET (E.), MAYER (A.), SCHAEFFER (G.). — Sur la microchimie des corps gras. Application à l'étude des mitochondries. *Arch. anat. mic.*, t. XII.
- 1913 FIEBIGER (J.). — Studien über die Schwimmblasencoccidien der Gadusarten (*Eimeria gadi*, n. sp.). *Arch. f. Protist.*, Bd. XXXI.
- 1885 FRENZEL (J.). — Ueber einige in Seethieren lebende Gregarinen. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. XXIV.
- 1892 FRENZEL (J.). — Ueber einige argentinische Gregarinen. *Jenaische Zeitschrift für Naturwiss.*, Bd. XXVII.
- 1925 GIROUD (A.). — Le chondriome, recherches sur sa constitution chimique et physique. *Arch. anat. mic.*, t. XXI.
- 1904 GOLDSCHMIDT (R.). — Der chromidialapparat lebhaft funktionieren der Gewebszellen. *Zool. Jahrbüch.*, Bd. XXI.
- 1905 GOLDSCHMIDT (R.). — Die Chromidien der Protozoen. *Arch. f. Protist.* Bd. V.
- 1898 GOLGI (C.). — Intorno alla struttura delle cellule nervose. *Arch. ital. Biol.*, t. XXX.
- 1906 GOLGI (C.). — *Conférence de Stockholm* (Prix Nobel).
- 1908 GOLGI (C.). — Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses. *Arch. ital. Biol.*, 1908.
- 1909 GOLGI (C.). — Sur une fine particularité de la structure de l'épithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques Vertébrés. *Arch. ital. Biol.*, t. LI.
- 1920 GOODRICH (E.) AND (H.) PIXELL-GOODRICH. — *Gonospora minchinii* n. sp. a Gregarine inhabiting the egg of *Arenicola*. *Quart. Journ. of micr. sc.*, t. LXV.
- 1925 GRIGAUT (A.) ET (R.) YOVANOVITCH. — Lipogenèse et lipoidogenèse dans l'organisme animal. *C. R. Soc. de biol.* (1925, p. 17).
- 1910 GUILLIERMOND (A.). — A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. *Arch. f. Protist.*, Bd. XIX.
- 1923 GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. *Arch. anat. mic.*, t. XX.
- 1917 HELD (H.). — Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXIX.
- 1845 HENLE. — Ueber die Gattung Gregarina. *Arch. f. Anat. und Physiol.* (1845).
- 1888 HENNEGUY (F.). — Formation des spores de la Grégarine du Lombric. *Annales de micrographie*, t. I.
- 1923 HENNEGUY (F.). — *La vie cellulaire; éléments de cytologie*. Payot, éd. Paris.
- 1902 HERTWIG (R.). — Die Protozoen und die Zelltheorie. *Arch. f. Protist.*, 1902.
- 1903 HERTWIG (R.). — Ueber Korrelation von Zell und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die Geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. *Biol. Centralblatt*. Bd. XXIII.
- 1909 HESSE (E.). — Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. *Arch. zool. exp. et gén.*, 5^e série, t. III.
- 1913 HIRSCHLER (J.). — Über die Plasmastrukturen in den Geschlechtszellen der Ascariden. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. IX.
- 1914 HIRSCHLER (J.). — Ueber Plasmastrukturen (Golgi'schenapparat, Mitochondrien u. a.) in den Tuniciaten, Spongien und Protozoen Zellen. *Anat. Anzeig.* Bd. XLVII (289-311).
- 1916 HIRSCHLER (J.). — Ueber die Plasmakomponenten der weiblichen Geschlechtszellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXXXIX.
- 1918 HIRSCHLER (J.). — Ueber den Golgischen apparat embryonaler Zellen. Untersuchungen an Embryonen von *Limneus stagnalis*. *Arch. f. mik. Anat.* 1918.
- 1924 a HIRSCHLER (J.). — Sur une méthode de noircissement de l'appareil de Golgi. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 893.
- 1924 b HIRSCHLER (J.). — Sur les composants lipoidifères du plasma des Protozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 891.

- 1920 HOLLANDE (A.-CH.). — Modification à la méthode de Prenant par insolubilisation de l'éosine dans l'alcool au moyen de l'acide phosphomolybdique. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. LIX.
- 1902 HOMLGREN. — Ueber die Trophospongien der Darmepithelzellen. *Anat. Anz.*, Bd. XXI.
- 1911 HOVEN (H.). — Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. *Anat. Anz.* Bd. XXXIX.
- 1912 HOVEN (H.). — Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. VIII.
- 1914 IWAJI JINEDA. — Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. *Arch. f. Protist.*, Bd. XXXIII.
- 1923 JOYET-LAVERGNE (PH.). — La structure cytoplasmique d'une Coccidie (*Adelina dimidiata*), parasite de la Scolopendre (*Scolopendra cingulata*). *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVII, p. 975.
- 1924 a JOYET-LAVERGNE (PH.). — L'appareil de Golgi dans la gamogonie de la Coccidie *Aggregata eberthi*. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 136.
- 1924 b JOYET-LAVERGNE (PH.). — L'appareil de Golgi dans les schizozoïtes d'une Aggrégatidé. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 680.
- 1924 c JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur quelques caractères cytoplasmiques de l'anisogamie dans les sporadins des Grégarines. *C. R. Soc. Biol.*, t. XC, p. 1220.
- 1924 d JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur l'évolution des éléments cytoplasmiques dans le cycle d'une Aggrégatidé (*Aggregata eberthi*). *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 2200.
- 1924 e JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur l'appareil de Golgi des Sporozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCI, p. 995.
- 1924 f JOYET-LAVERGNE (PH.). — Les caractères cytoplasmiques de la sexualité dans les Grégarines. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIX, p. 1212.
- 1925 a JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur les lipoides et les graisses des Sporozoaires. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 335.
- 1925 b JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur les réactions d'un tissu au parasitisme; la lipogénèse et la lipogénèse. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 878.
- 1925 c JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur l'évolution des lipoides et la sexualisation du cytoplasme dans les Sporozoaires. *C. R. Ac. Sc.* t. CLXXX, p. 1074.
- 1925 d JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur l'appareil de Golgi des sporozoïtes de Grégarines. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 1185.
- 1925 e JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur l'alvéoline et la constitution du cytoplasme dans les Sporozoaires. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 1427.
- 1925 f JOYET-LAVERGNE (PH.). — Sur le chondriome des Sporozoaires et la sexualisation du cytoplasme. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCII, p. 1425.
- 1925 g JOYET-LAVERGNE (PH.). — De l'influence de la sexualisation du cytoplasme sur la genèse des gamètes d'une Grégarine. *C. R. Soc. Biol.*, t. XCIII, p. 8.
- 1923 KING (L.) and BRONTE-GATENBY. — The Golgi bodies of a Coccidium. *Quart. Journ. of micr. Sc.* 1923.
- 1914 KULESCH. — Der Netzapparat von Golgi in den Zellen der Eirstockes. *Arch. für mik. Anat.*, Bd. LXXXIV.
- 1907 KUSCHAREWITCH (S.). — Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei Gregarinen des Mehlwurmdarms. *Arch. f. Protist.* sup. I.
- 1896 LABBÉ (A.). — Recherches sur les Coccidies. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, t. IV.
- 1921 LANGERON (M.). — *Fréris de microscopie*. Masson et C^{ie} édit. Paris.
- 1892 LÉGER (L.). — Recherches sur les Grégarines. *Tablettes zoologiques*, t. III.
- 1904 LÉGER (L.). — La reproduction sexuée chez les *Stylozychnes*. *Arch. f. Protist.*, Bd. III.
- 1902 LÉGER (L.) ET DUBOSCQ (O.). — Sur l'*Adelina dimidiata coccinoides* (Léger et Duboscq), Coccidie parasite de la *Scolopendra oraniensis lusitanica*. *C. R. Ass. franç. p. Avanc. sc.*, 1902.
- 1903 a LÉGER (L.) ET (O.) DUBOSCQ. — La reproduction sexuée chez *Pteroccephalus*. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. I, série 4.
- 1903 b LÉGER (L.) ET (O.) DUBOSCQ. — Notes sur le développement des Grégarines stylozychnides et sténophorides. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. I (notes et revues), série 4.

- 1903 c LÉGER (L.) ET (O.) DUBOSCQ. — Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites. *Arch. zool. exp. et gén.*, t. I, série 4.
- 1904 LÉGER (L.) ET (O.) DUBOSCQ. — Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. *Arch. f. Protist.*, Bd. IV.
- 1908 LÉGER (L.) ET DUBOSCQ (O.). — L'évolution schizogonique de l'*Aggregata eberthi*. *Arch. f. Protist.*, Bd. XII.
- 1909 LÉGER (L.) ET DUBOSCQ (O.). — Étude sur la sexualité chez les Grégarines. *Arch. f. Protist.*, Bd. XVII.
- 1911 LÉGER (L.) ET DUBOSCQ (O.). — Deux Grégarines de Crustacés : *Porospora portuinarum* et *Cephaloidophora maculata* n. sp. *Arch. zool. exp. et gén.*, 5^e série, t. VI (notes et revues).
- 1916 LÉGER (L.) ET DUBOSCQ (O.). — Sur les mitochondries du *Balantidium elongatum*. *C. R. Soc. Biol.*, LXXIX, p. 46.
- 1909 LEGENDRE (R.). — Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. *Anat. Anz.*, Bd. XXXVI.
- 1903 LOISEL (G.). — Essai sur la technique microchimique comparative de la lécithine et des graisses neutres. *C. R. Soc. Biol.*, 1903, p. 703.
- 1905 LOYEZ (M.). — Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus abondant. *Arch. anat. mic.*, t. VIII.
- 1922 LUDFORD (R.-J.). — The behaviour of the Golgi bodies during nuclear division with special reference to amitosis in *Dytiscus marginalis*. *Quart. Journ. of mic. Sc.*, 1922.
- 1921 LUDFORD AND BRONTE-GATENBY. — Dictyokinesis in germ cells or the distribution of the Golgi apparatus during cell Division. *Proceed. of the royal Soc. of London*, série B, 1921.
- 1912 MARCORA (F.). — Ueber die Histogenese der Zentralnervensystems mitbe sonderer Rücksicht auf die innere Struktur der Nervenelemente. *Folia neurobiologica*, Bd. V.
- 1886 MAUPAS. — Sur les granules amylacés du cytosome des Grégarines. *C. R. Ac. Sc.* t. CII, p. 120.
- 1909 MAYER. — Zur Färbung des Glycogens. *Zeitsch. f. wiss. Mik.*, Bd. XXIV.
- 1913 MERTON (H.). — Eine neue Gregarine, *Nina indica*. *Abhand. d. senckenb. Gess. Frank.*, Bd. XXXIV.
- 1905 MESNIL (F.). — Chromidies et questions connexes. *Bull. Inst. Pasteur*, N° 8, t. III.
- 1907 MEVES (F.). — Die Chondrioconten in ihrem Verhältniss zur Filarmasse Flemming's. *An. Anz.* Bd. XXXI.
- 1908 MEVES (F.). — Die Chondriosomen als Träger erheblicher Anlagen. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. LXXII.
- 1911 MEVES (F.). — Ueber die Beteiligung des Plastochondrien an des Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mik. An.* Bd. LXXXVI.
- 1904 MEYER. — Orientirte Untersuchungen über Verbeutung Morphologie und Chemie des Volutin. *Botan. Zeit.*, Bd. LXII, p. 113.
- 1921 MOLLIARD (M.). — *Nutrition de la plante. Formation des substances ternaires.* Encyclopédie scientifique. Doin, édit. Paris.
- 1906 MOROFF (TH.). — Sur l'évolution des prétendues Coccidies des Céphalopodes. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXLII.
- 1908 MOROFF (TH.). — Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. *Arch. f. Protist.*, Bd. XI.
- 1921 MÜHL (D.). — Morphologie und Physiologie der Mehlwurmgregarinen. *Arch. f. Protist.*, Bd. XLIII.
- 1904 MULON (P.). — Action de l'acide osmique sur les graisses. *Biblioth. Anat.*, 1904.
- 1914 MULON (P.). — Les lipoides envisagés au point de vue histologique. *Revue générale des Sciences pures et a.*, 1914.
- 1923 NASSONOW (D.). — Das golgische Binnennetz und seine Beziehungen zu der Sekretion. *Arch. f. mik. Anat. u. Entw.*, Bd. CII.
- 1924 NASSONOW (D.). — Der Excretionsapparat (kontraktile Vacuole) der Protozoa als Homologon des Golgischen Apparats der Metazoazellen. *Arch. f. mik. Anat. u. Entwickl.*, Bd. 103.

- 1891 NICOLAS. — Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. *Intern. Monatsch.*, Bd. VIII.
- 1892 NICOLAS. — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. *Archiv. de Physiol. norm. et pathol.*, t. IV.
- 1921 NIESCHULZ (O.). — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Eimeria*. *Arch. f. Protist.*, Bd. XLIV.
- 1923 NOËL (R.). — Recherches histophysiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. *Arch. anat. mic.*, 1923.
- 1925 PARAT (M.) ET BERGEOT (P.). — Sur le prétendu contenu lipoidique de l'appareil de Golgi. *C. R. Soc. Biol.*, 1925, p. 868.
- 1925 a PARAT (M.) ET PAINLEVÉ (J.). — Mise en évidence du vacuome (appareil réticulaire de Golgi) et du chondriome par colorations vitales. *Bull. histol. appl. à physiol. et path.*, t. II.
- 1925 b PARAT (M.) ET PAINLEVÉ (J.). — Sur l'exacte concordance des caractères du vacuome et de l'appareil de Golgi classique. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXX, p. 1134.
- 1915 PENSA (A.). — Ancora sulla struttura della cellula cartilaginea. *Anat. Anz.*, Bd. XLVII.
- 1910 PERRONCITO. — Contribution à l'étude de la biologie cellulaire; mitochondries, chromides et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyokinèse. *Arch. ital. de Biolog.*, t. LIV.
- 1912 PILAT. — Der intracelluläre Netzapparat in den Epithelzellen der Nebenniere von Igel. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. LXXX.
- 1920 POISSON (R.). — Cycle évolutif de la Grégarine du Talitre (*Cephaloidophora talitri*). *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXIII, p. 732.
- 1921 POISSON (R.). — *Lankesteria cyclopori* n. sp. Grégarine parasite de *Cycloporus maculatus*. *C. R. Soc. biol.*, t. LXXXV, p. 967.
- 1924 POISSON (R.). — Sur quelques Grégarines parasites de Crustacés. *Bull. Soc. zool. France*, t. XLIX.
- 1911 POLUSZYŃSKI (G.). — Untersuchungen über den Golgi Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. *Bull. inter. Acad. Sc. Cracovie*, 1911.
- 1908 REGAUD (CL.). — Caractères histologiques généraux des enclaves lipidiques ne réduisant pas l'acide osmique. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXV.
- 1909 REGAUD (CL.). — Attribution aux formations mitochondriales de la fonction générale d'« extraction et de fixation électives ».... *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVI.
- 1910 REGAUD (CL.). — Étude sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. *Arch. anat. mic.*, t. XI.
- 1909 REICHENOW (E.). — Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. *Arbeiten aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte*, Bd. XXXIII.
- 1913 REICHENOW (E.). — *Karyolysus lacertae*, ein wirtwechselndes Coccidium der Eidechse *Lacerta muralis* und der Milbe *Liponyssus saurorum*. *Arb. aus dem Kaiserlichen Gesundheitsamte*, Bd. XLV.
- 1921 REICHENOW (E.). — Die Hämo-coccidien der Eidechsen. *Arch. f. Protist.*, Bd. XLII.
- 1913 ROMELS. — Ueber Plastosomen und andere Zellstrukturen in den Uterus, Darm und Urgeschlechtzellen von *Ascaris megaloccephala*. *An. Anz.*, XLIV.
- 1907 RUSSO. — Metodi adoperati per aumentare artificialmente la produzione del sesso femminile dei Conigli. *R. C. della R. Ac. dei. Lincei*, vol. XVI.
- 1909 b RUSSO. — Sulla cromolisi delle cellule della granulosa durante il digiuno e suo significato della differenziazione sessuale delle ova del Mammiferi (Nota 2). *Atti del ac. Gioenia di sc. nat. in Catania*, vol. II.
- 1912 RUSSO. — Aumento dei granuli protoplasmatici nell'ooite delle Coniglie iniettate con lecitina, loro diminuzione nelle Coniglie digiunanti e loro natura lipoidica e mitocondriale. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. VIII.
- 1900 SCHAUDINN (F.). — Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. *Zool. Jahrb. Abt. f. Morphol.*, Bd. XIII.
- 1902 SCHAUDINN (F.). — Studien über Krankheitsregende Protozoen. *Arbeit. a. d. Kaiserl. Gesund.*, Bd. XVIII.
- 1905 SCHAUDINN (F.). — Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. *Verh. deutsch. zool. Ges. Breslau*.

- 1907 *a* SCHELLACK (C.). — Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida*. *Zool. Anz.*, Bd. XXXI.
- 1907 *b* SCHELLACK (C.). — Ueber die Entwicklung und Fortpflanzung von *Echinomera hispida*. *Arch. f. Protist.*, Bd. IX.
- 1913 SCHELLACK (C.). — Die Entwicklung von *Adelina dimidiata*, einem Coccidium aus *Scolopendra cingulata*. *Arbeit aus d. Kaiserl. Gesund.*, Bd. XLV.
- 1913 SCHELLACK (C.) UND REICHENOW (E.). — Coccidium Untersuchungen. I *Barrouxia schneideri*. *Arbeit. aus d. Kaiserl. Gesund.*, Bd. XLIV.
- 1875 SCHNEIDER (A.). — Contribution à l'étude des Grégarines des Insectes de Paris et de Roscoff. *Thèses Paris*, 1875.
- 1884 SCHNEIDER (A.). — Sur le développement du *Stylorynchus longicollis*. *Arch. zool. exp. et gén.* 2^e série, t. II.
- 1887 SCHNEIDER (A.). — Grégarines nouvelles ou peu connues. *Tablettes zoologiques*. Poitiers, t. II.
- 1915 SCHREINER (K.-E.). — Ueber Kern und Plasma Veränderungen in Fettzellen während des Fettsatzes. *Anat. Anz.*, XLVIII.
- 1916 SCHREINER (K.-E.). — Zur Kenntniss der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxina glutinosa*. *Arch. f. mik. Anat.*, Bd. LXXXIX.
- 1911 SHIGEMI ISCHÛ. — On the intracellular cellular stages of *Gregarina polymorpha*. *Ann. Zool. Japon. Tokyo*, Vol. VII.
- 1898 SIEDLECKI (M.). — Étude cytologique et cycle évolutif de la Coccidie de la Seiche. *Annales Inst. Pasteur*, 1898.
- 1899 SIEDLECKI (M.). — Ueber die geschlechtliche Vermehrung der *Monocystis ascidiae*. *Bull. int. Ac. sc. Cracovie*, 1899.
- 1906 SJÖVALL (E.). — Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermatogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.* Bd. XXVIII (561-579).
- 1848 STEIN (F.). — Ueber die Natur der Gregarinen. *Arch. f. Anat. u. Physio.*, 1848, p. 182.
- 1916 SWELLENGREBEL. — La vultine chez les Trypanosomes. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIV, p. 38.
- 1921 TERROINE (E.) ET BARTHÉLÉMY (H.). — Recherches biochimiques et biométriques sur la Grenouille rousse (*Rana fusca*) et ses œufs à l'époque de la ponte. *Arch. Int. de Physiol.*, t. XVIII, p. 419.
- 1923 *a* TERROINE (E.) ET BARTHÉLÉMY (H.). — La composition des œufs au cours de l'ovogenèse chez la Grenouille rousse. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXVI, p. 1757.
- 1923 *b* TERROINE (E.) ET BARTHÉLÉMY (H.). — La composition des organismes au cours de l'ovogenèse chez la Grenouille rousse. *C. R. Ac. Sc.*, CLXXVII, p. 358.
- 1894 THÉLOHAN. — Nouvelles recherches sur les Coccidies. *Arch. zool. exp. et gén.*, 3^e série, t. II.
- 1906 VANEY (C.) ET MAIGNON (F.). — Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du Ver à soie. *Rapports du Laboratoire d'études de la soie*, vol. XII, Lyon.
- 1911 VANEY (C.) ET CONTE (A.). — Recherches sur le développement de l'œuf univoltin du ver à soie. *Rapports du Laboratoire d'études de la soie*, vol. XIV, Lyon.
- 1911 VAN DER STRICHT (R.). — Vitellogenèse dans l'ovule de Chatte. *Arch. de Biologie*, t. XXVI.
- 1923 VAN DER STRICHT (R.). — Étude comparée des ovules de Mammifères aux différentes périodes de l'ovogenèse. *Arch. de Biologie*, t. XXXIII.
- 1914 VAN DURME. — Nouvelles recherches sur la vitellogenèse des œufs d'Oiseaux ... *Archiv. de Biologie*, t. XXIX.
- 1917 VAN HERWEDEN. — Ueber das Volutin und seine chemische Zusammensetzung. *Folia microbiologia*, Bd. V.
- 1912 VIGUIER (G.) ET WEBER (A.). — Les formations chromidiales et mitochondriales de l'*Hæmogregarina sergentinum* chez *Gongylus ocellatus*. *C. R. Soc. Biol.*, 73, p. 92.
- 1912 WEIGL (R.). — Der Golgi, Kopsch'sche Apparat. — *Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie*, 1912, série B, p. 417.
- 1899 WILSON (E.). — On protoplasmic structure in the eggs of Echinoderms and some other animals. *Journ. of morphology*, XV.
- 1891 ZOJA (L. R.). — Intorno ai plastiduli fucsiofilii (Bioplasti dell Altmann). *Mem. del R. Instit. Lombardo di sc. e lett.*, 3^e serie, vol. VII.

Explication de la planche I.

- FIG. 1 et 2. — *Aggregata eberthi* ♀ et ♂ à des stades de développement analogues et placés dans la même préparation : chondriomes, réserves albuminoïdes; les points brillants sont les centres des corpuscules de paraglycogène. Benoit. Mallory $\times 1\ 000$.
- FIG. 3. — Microgamétocyte d'*Aggregata eberthi* : chondriome, réserves albuminoïdes, paraglycogène. Benoit. Mallory $\times 1\ 000$.
- FIG. 4. — *Adelina dimidiata* ♂ et ♀ : chondriomes et réserves albuminoïdes. Benoit. Mallory $\times 1\ 000$.
- FIG. 5. — *Nina gracilis* : portions de cytoplasmes de deux céphalins ♂ et ♀ de la même préparation (chondriomes, réserves albuminoïdes, paraglycogène; une masse vitelloïde dans le céphalin ♀). Regaud. Mallory $\times 2\ 000$.
- FIG. 6. — *Stylorynchus longicollis* : portions de cytoplasmes de deux sporadins ♂ et ♀ de la même préparation (chondriomes, réserves albuminoïdes, paraglycogène; une masse vitelloïde dans le sporadin ♀). Regaud. Mallory $\times 2\ 000$.
- FIG. 7. — *Stylorynchus longicollis* : noyau et portion de cytoplasme (chondriome, réserves albuminoïdes, paraglycogène). Regaud. Mallory $\times 1\ 000$.
- FIG. 8. — *Aggregata eberthi* : gamonte ♀; paraglycogène et éléments de Golgi. Kopsch, gomme iodée $\times 1\ 000$.
- FIG. 9. — *Adelina dimidiata* : ♂ et ♀ chondriome en rouge; réserves albuminoïdes en rose; lipoides en gris; paraglycogène (Champy osmique, fuchsine Altmann $\times 1\ 500$).
- FIG. 10. — *Nina gracilis* : portion de cytoplasme d'un sporadin dans la même préparation que la figure 9 $\times 1\ 500$.
- FIG. 11. — *Nina gracilis*. Lipoides dans les cytoplasmes de sporadins ♂ et ♀ de la même préparation; dans le cytoplasme ♀ une masse vitelloïde (Ciaccio, méthode 2; Soudan III $\times 2\ 000$).
- FIG. 12. — Kyste de *Nina gracilis* au stade II. Lipoides et graisses. Les graisses sont colorées en noir par l'acide osmique, les noyaux sont teintés en vert gris (Ciaccio, méthode 2; Soudan III $\times 2\ 000$).
- FIG. 13. — Protomérite d'un céphalin de *Nina gracilis* en rapport avec l'intestin. Absorption et genèse des lipoides; *i*, intestin; *p*, protomérite; *d*, deutomérite. (Ciaccio, méthode 2; Soudan III $\times 2\ 000$).
- FIG. 14 et 15. — *Aggregata eberthi* ♂ et ♀ à des stades de développement analogues et dans la même préparation. Lipoides et graisses (Ciaccio, méthode 2; Soudan III $\times 500$). Les corpuscules lipoides représentés à côté des Coccidies sont multipliés par 2 000.
- FIG. 16. — *Aggregata eberthi* : œuf. A la place des graisses non conservées se trouvent des vacuoles avec bordure colorée en rouge; les noyaux sont colorés en violet (Ciaccio méthode 1, Soudan III, hématoxyline au fer $\times 500$).
- FIG. 17. — *Aggregata eberthi* microgamétocyte dans la même préparation que la figure 16. Les lipoides sont conservés et colorés en rouge par le Soudan $\times 500$; la vésicule lipuide représentée est multipliée par 2 000.





DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Les Foraminifères fossiles.

Les produits de réserve des végétaux et leurs migrations.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 19 août 1925.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris.

Pour le Recteur,

L'Inspecteur d'Académie,

A. THYBAUT.

